

**Untersuchungen zur Trennung und Kreuzbarkeit
von Stiel- und Traubeneiche
(Quercus Robur L. und Q. Petraea (Matt.) Liebl.)**

Gregor Aas

~~1988~~

Disbui. München

1989





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554824_0060

UNTERSUCHUNGEN ZUR TRENNUNG UND KREUZBARKEIT VON
STIEL- UND TRAUBENEICHE
(*QUERCUS ROBUR* L. UND *Q. PETRAEA* (MATT.) LIEBL.)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians Universität
München

vorgelegt von
Gregor Aas
1988

1. Berichterstatter: Prof. Dr. P. SCHÜTT
 2. Berichterstatter: Prof. Dr. A. v. SCHÖNBORN
- Tag der mündl. Prüfung: 21. 2. 1989

Inhaltsverzeichnis

Seite

1. Einleitung

1.1 Einführung und Problemstellung	1
1.2 Stand des Wissens - Literaturübersicht	4
1.21 Areal- und Standortsdifferenzierung zwischen Stiel- und Traubeneiche	4
1.22 Die Trennung von Stiel- und Traubeneiche	6
1.23 Artbastardierungen bei Eichen	10
1.231 Eichenbastardierungen in Nordamerika	10
1.232 Die Bastardierung zwischen Stiel- und Traubeneiche	11
1.3 Zielsetzung der Arbeit	16

2. Kreuzungsversuche

2.1 Material und Methoden	17
2.11 Ort der Kreuzungsarbeiten und Klonauswahl	17
2.12 Versuchsvarianten	19
2.13 Beschreibung der Kreuzungsarbeiten	21
2.14 Zeitlicher Ablauf der Versuche	28
2.2 Ergebnisse	29
2.21 Eichenblüte und -mast 1985 und 1986 auf den Samenplantagen Berkel	29
2.22 Ergebnisse der Kontrollvarianten	30
2.23 Erfolg der intra- und interspezifischen Kreuzungen	31
2.231 Erfolgskontrollen im August	31
2.232 Erfolgskontrollen im September	36
2.233 Die geernteten Eicheln und ihre weitere Entwicklung	38
2.24 Selbstungsversuche	40
2.25 Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse	41

3. Morphologische Untersuchungen

3.1 Material und Methoden	42
3.11 Auswahl der untersuchten Bäume	42
3.12 Probenahme	46
3.13 Datenaufnahme	46
3.131 Blattmerkmale	46
3.132 Merkmalsvariable "FRUCHTSTAND"	54
3.14 Datenauswertung	55
3.141 Ziele der statistischen Analysen	55
3.142 Statistische Verfahren	56
3.1421 Clusteranalyse	56
3.1422 Univariate Vergleiche	57
3.1423 Diskriminanzanalyse	57
3.2 Ergebnisse	60
3.21 Intraindividuelle Variation	60
3.22 Clusteranalytische Gruppierung	63
3.23 Univariate Vergleiche	67
3.231 Vergleich von Stiel-, Trauben- und intermediärer Eiche	67
3.2311 Überblick	67
3.2312 Die einzelnen Merkmalsvariablen	68
3.2313 Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse	85
3.232 Unterschiede zwischen Stieleichen inner- und außerhalb des Traubeneichen-Areals	86
3.24 Diskriminanzanalysen	88
3.241 Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen	88
3.242 Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen und der Variablen "FRUCHTSTAND"	94
3.243 Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse	98

4. Isoenzym-Untersuchungen	
4.1 Einführung	99
4.11 Methodische Grundlagen der Isoenzymtrennung	99
4.12 Bedeutung der Isoenzyme in der Systematik	100
4.13 Zielsetzung	102
4.2 Material und Methoden	102
4.21 Material	102
4.211 Untersuchte Bäume	102
4.212 Probengewinnung	104
4.22 Methoden	105
4.221 Elektrophorese	106
4.222 Datenauswertung	109
4.3 Ergebnisse	112
4.31 Baumartenspezifische Variation	112
4.311 Einzelbanden	112
4.312 Bandenmuster	114
4.32 Gruppenbildung anhand von Bandenhäufigkeiten (Clusteranalyse)	120
4.33 Trennung der Stiel-, Trauben- und Flaumeichen anhand von Bandenhäufigkeiten (Diskriminanzanalyse)	121
4.34 Zusammenfassung	125
5. Diskussion	
5.1 Die Kreuzbarkeit zwischen Stiel- und Traubeneiche	126
5.2 Die Trennung von Stiel- und Traubeneiche	132
5.3 Die Bastarddiagnose	138
5.4 Die Bastardierungshäufigkeit	139
5.5 Synopsis	143
6. Zusammenfassung	146
7. Literaturverzeichnis	149

1. Einleitung

1.1 Einführung und Problemstellung

Die Gattung Quercus L. (Fagaceae) kommt in vielen Teilen der nördlichen temperierten Zone natürlich vor (REHDER, 1949). Zu diesem Genus sommer- oder immergrüner Baumarten (seltener Sträucher) zählen viele wirtschaftlich wichtige und weit verbreitete Laubhölzer der Nordhemisphäre.

Eichen sind aus systematisch-taxonomischer Sicht eine problematische Gattung. Zum einen wird diese Gattung von verschiedenen Autoren auf unterschiedliche Weise in Untergattungen und Sektionen gegliedert (IRGENS-MOLLER, 1955), zum anderen herrscht Unklarheit über die Zahl der Arten. Angaben hierüber bewegen sich je nach herbeigezogener Literatur zwischen 200 und 600 (FITSCHEN, 1987; IRGENS-MOLLER, 1955; REHDER, 1949; SCHNEIDER, 1906). Viele als Arten beschriebene Sippen dürften eher Unterarten oder Varietäten sein (SCHWARZ, 1936; STEBBINS, 1950).

Artbastardierungen sind neben hoher morphologischer Variabilität und gemeinsamem Vorkommen vieler Species Ursache für Schwierigkeiten bei der Abgrenzung und Bestimmung vieler Eichenarten. Arthybridisierungen gelten bei *Quercus* als weit verbreitet (BENSON, 1962; SCHWARZ, 1936; STEBBINS, 1951).

Besondere Bedeutung kommt hierbei der Introgression (engl.: introgressive hybridization) zu. Nach ANDERSON (1949, 1953) ist darunter die allmähliche Gen- und Merkmalsinfiltration einer Art in eine andere als Konsequenz von Bastardierung und mehrmaliger Rückkreuzung mit einer Elternart zu verstehen (Abb. 1). Die Variabilität dieser Elternart erhöht sich dadurch langfristig. In introgressiven Populationen zweier (oder mehrerer) Arten kommen neben selten auftretenden F_1 -Hybriden stets Rückkreuzungsformen vor. Sie verbinden die intermediären F_1 -Hybriden kontinuierlich mit artreinen Individuen. Deshalb ist es schwierig festzustellen, welche Merkmalsvariation arttypisch ist und welcher Anteil der

Variation die Folge der Geninfiltration einer anderen Art ist. Konkret ergibt sich dadurch das Problem, Individuen der reinen Art von Hybriden und Rückkreuzungsformen zu unterscheiden.

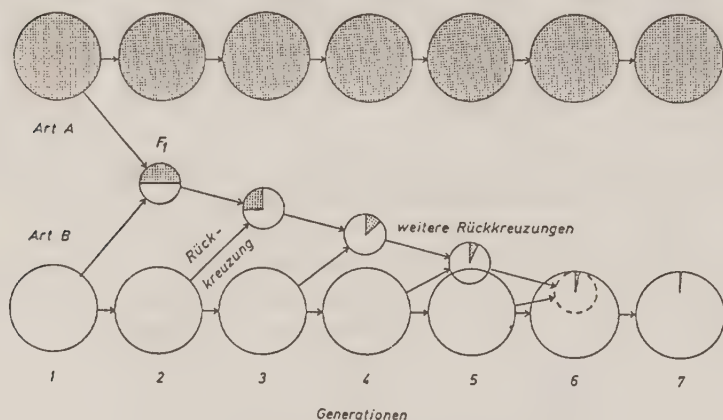


Abb. 1: Ablauf introgressiver Bastardierung. Der Entstehung von F_1 -Hybriden folgen Rückkreuzungen mit einer Elternart. Dies führt letztendlich zur Absorption von Genen der einen Art in den Genpool der anderen Art (verändert nach BENSON, 1962)

Stieleiche (*Q. robur* L.) und Traubeneiche (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.) sind in Mitteleuropa neben der Buche die wichtigsten waldbildenden Laubbaumarten (ELLENBERG, 1982). Ihr Anteil an der Waldfläche der BRD beträgt etwa 8 % (Stat. Bundesamt Wiesbaden, 1961). Flaumeiche (*Q. pubescens* Willd.) und Zerreiche (*Q. cerris* L.) als weitere mitteleuropäische Vertreter der Gattung *Quercus* kommen nördlich der Alpen nur ganz vereinzelt vor.

Stiel-, Trauben- und Flaumeiche sind eng miteinander verwandt. Gemeinsam werden sie von TUTIN et al. (1964) zur Untergattung *Quercus*, die Zerreiche hingegen zur Untergattung *Cerris* (Spach) Örested. gestellt.

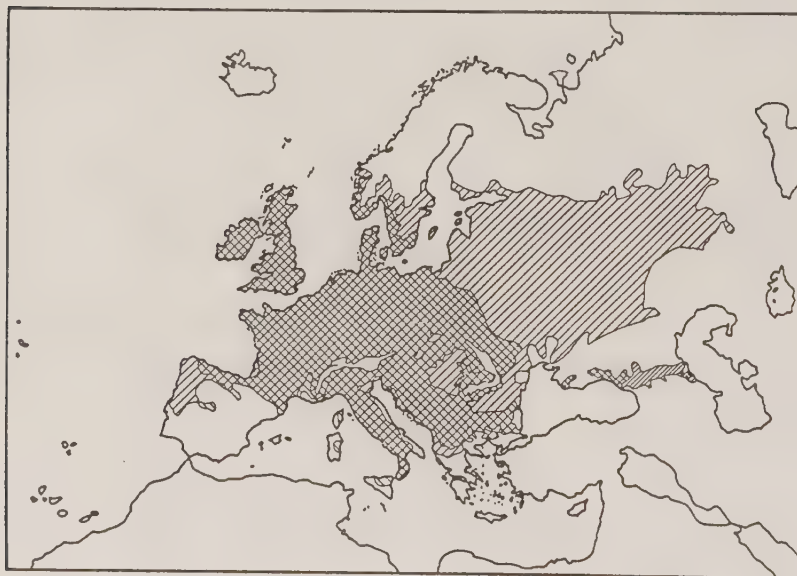
Die sichere Unterscheidung von Stiel- und Traubeneiche ist oft schwierig (BURGER, 1921; DENGLE, 1980; JONES, 1959; KRAHL-URBAN, 1959; LANDOLT, 1910; MOSS, 1910; RUBNER, 1960). Es wurde bisher kein einziges, im gesamten gemeinsamen Areal gültiges arttrennendes Merkmal beschrieben. Probleme bereiten immer wieder sog. Übergangs- und Zwischenformen, deren Merkmalsausprägung mehr oder weniger intermediär ist. Diese werden entweder als Extreme der Variation einer Art, oder aber als Hybriden betrachtet. Es ist nach wie vor unklar, wie häufig Stiel- und Traubeneiche miteinander bastardieren und wie diese Hybriden von artreinen Individuen unterschieden werden können. Angesichts dieser Situation stellt sich die Frage, ob es gerechtfertigt ist, Stiel- und Traubeneiche als eigene Arten zu bezeichnen.

Die Bearbeitung des Art- und Bastardproblems bei Stiel- und Traubeneiche ist aus systematisch-botanischer Sicht wünschenswert. Daneben besteht auch seitens der Forstwirtschaft das Anliegen, der Lösung dieses Problems näherzukommen. Der standortsgemäße Anbau beider Arten setzt ihre sichere Unterscheidung voraus. Verbindliche Regelungen zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche enthält das "Gesetz über forstliches Saat- und Pflanzgut (FSaatG)" (ANONYMUS, 1979). Saatgut der im Gesetz genannten Baumarten darf nur dann gehandelt werden, wenn es der Art nach bestimmt ist und zudem Mindestanforderungen an die "spezifische Reinheit" erfüllt. Für die einheimischen Eichen ist festgelegt, daß im Saatgut einer Art höchstens ein Gewichtsprozent Eicheln anderer Quercus-Arten enthalten sein darf. Die Ausführung dieser Regelung stößt in der Praxis auf erhebliche Schwierigkeiten (ANONYMUS, 1986; EICKE, mündl. Mitt., 1988). Die Artzugehörigkeit von Erntebäumen und von Saatgut kann oft nicht mit der geforderten Genauigkeit bestimmt werden.

1.2 Stand des Wissens - Literaturübersicht

1.21 Areal- und Standortsdifferenzierung zwischen Stiel- und Traubeneiche

Stiel- und Traubeneiche sind europäische Baumarten. Sie kommen in großen Teilen ihrer Verbreitungsgebiete, so in Mittel- und Westeuropa, auf den Britischen Inseln, in Nordspanien, in Italien und auf der Balkanhalbinsel, gemeinsam (=sympatrisch) vor (Abb. 2). Das erheblich größere Areal der Stieleiche schließt das der Traubeneiche nahezu völlig ein und umfaßt darüber hinaus allopatrisch weite Gebiete des kontinentalen Osteuropa, sowie Teile Südschweden, der Iberischen Halbinsel und des Kaukasus (MEUSEL, 1965).



-  *Quercus robur*
 *Quercus petraea*

Abb. 2: Natürliche Verbreitung von Stiel- und Traubeneiche (nach MEUSEL, 1965).

Beide Eichenarten unterscheiden sich in ihren Standortsansprüchen (DENGLER, 1980, KRAHL-URBAN, 1959, MAYER, 1984, OBERDORFER, 1979, RUBNER, 1960). Zentrale Bedeutung kommt dem Wasserhaushalt des Bodens zu. Für Stieleichen günstige Standorte sind feuchte bis nasse, schwere, oft durch stagnierendes Grundwasser oder Staunässe beeinflusste Lehm- und Tonböden. Die Traubeneiche bevorzugt dagegen eher trockene bis frische, gut drainierte und durchlüftete Stein-, Sand- oder Lehmböden. Sie ist hinsichtlich ihrer Nährstoffversorgung etwas anspruchsloser und zudem weniger frosthart. Günstige Lebensbedingungen findet die Stieleiche in der Hartholzaue im Überschwemmungsbereich größerer Flüsse (z.B. Rhein, Donau, Save). Die wärmeliebendere Traubeneiche ist eine Holzart sonniger Bergkuppen und Hänge des Hügel- und tieferen Berglandes (z.B. Spessart, Pfalz, Odenwald, Steigerwald).

Mitunter führen kleinstandörtliche Unterschiede im Bodenwasserhaushalt, also der kleinräumige, meist reliefbedingte Wechsel feuchter und trockener Bodenpartien, zu einem mosaikartigen Nebeneinander beider Eichen (ACHSTETTER, 1984). Hier gibt es immer Kontakt- und Übergangszonen zwischen den Standortsextremen, in denen Stiel- und Traubeneichen gemischt auftreten.

Neben diesen Standorten, die das Auftreten jeweils einer Eichenart begünstigen, kommen an vielen Standorten Pflanzengesellschaften vor, zu denen beide Eichen gehören (ELLENBERG, 1982, KRAHL-URBAN, 1959, MAYER, 1984).

Die Verbreitung und die Häufigkeit von Stiel- und Traubeneiche war und ist stark vom Menschen beeinflusst (BÜSGEN, 1911, ELLENBERG, 1982, KRAHL-URBAN, 1959). Im Zusammenhang mit der Frage der Bastardierungshäufigkeit ist wichtig, daß es durch Eichenanbau und -förderung über die natürlichen Vorkommen hinaus zu einer stärkeren Vermischung beider Arten gekommen ist. NEY (1910) und BÜSGEN (1911) vermuten, daß die Stieleiche wegen ihrer größeren Früchte und reichlicheren

Fruchtifikation stärker gefördert wurde und so weit in ursprüngliche Traubeneichegebiete eindringen konnte.

1.22 Die Trennung von Stiel- und Traubeneiche

Zur Geschichte der Nomenklatur

Die Nomenklatur von Stiel- und Traubeneiche wechselte in der Vergangenheit mehrfach (ASCHERSON und GRAEBNER, 1908-13; ULBRICH, 1924). Linné, Erstbeschreiber von *Q. robur* (Spec. Plant., 1753; zit. nach ULBRICH, 1924), verstand sehr wahrscheinlich unter diesem heute noch für die Stieleiche gültigen Binom beide in Schweden heimischen Eichen, denn diese erste Beschreibung trifft sowohl für Stiel- wie für Traubeneiche zu. Zwei Jahre später erwähnt Linné in seiner Flora suecica II (1755; zit. nach ULBRICH, 1924) beide Taxa. Die Traubeneiche beschreibt er hier als Varietät der typischen Stieleiche. 1768 war es Miller ("The Gardiness Dictionary"; zit. nach ULBRICH, 1924), der als erster Stiel- und Traubeneiche im Range eigenständiger Arten unterschied. Lateinische wie deutsche Bezeichnungen wechselten in der Folgezeit häufig. Noch Ende letzten Jahrhunderts nennt die "Illustrierte deutsche Flora" (WAGNER, 1871) Stiel-, Trauben- und Flaumeiche als drei durch Übergänge miteinander verbundene "Hauptformen" einer Art (*Q. robur*).

Morphologische Unterschiede zwischen Stiel- und Traubeneiche

Die nachfolgende Übersicht stellt die wichtigsten morphologischen Unterscheidungsmerkmale von Stiel- und Traubeneiche einander gegenüber, so wie sie nach Angaben der Literatur als arttypisch erachtet werden (ASCHERSON und GRAEBNER, 1908-13; HEGI, 1981; JONES, 1959; SCHNEIDER, 1906; SCHWARZ, 1936; TUTIN et al., 1964):

STIELEICHE

TRAUBENEICHE

HabitusKroneunregelmäßig, stark-
ästigregelmäßig, geschlos-
senStammfrüh in starke Äste
aufgelöstmeist bis zum Wipfel
durchgehendBelaubungBlätter stehen an
Triebspitzen gebü-
scheltBlätter gleichmäßiger
am Trieb verteiltWinterknospenstumpf eiförmig,
kleinerspitz kegelförmig,
größerLaubblätterStiel

2-8 mm lang

12-24 mm lang

Spreitenformkeil- bis verkehrt
eiförmig, über der
Mitte am breitesten,

± asymmetrischverkehrt eiförmig bis
elliptisch, in der
Mitte oder kurz darü-
ber am breitesten,
± symmetrischBlattrandunregelmäßiger, je-
derseits 5-6 (3-7)
Lappen,
Buchten tieferregelmäßiger, jeder-
seits 5-8 (-10) Lap-
pen,
Buchten seichterSeitenervenenden in Lappen und
Buchtennur im untersten
Blattdrittel enden
Seitenerven in Buch-
tenSpreitenbasisherzförmig, Rand
deutlich und scharf
umgebogen ("Öhrchen")keilförmig in den
Blattstiel verschmä-
lert oder schwach
herzförmig, nicht
oder kaum geöhrtBehaarungnur ausnahmsweise
Büschelhaare auf der
Blattunterseitestets Büschelhaare
auf der Blattunter-
seiteFruchtstand3-8 (2-15) cm lang
gestieltsitzend oder bis 1,5
(-2) cm lang gestieltFruchtGröße

18-30 mm lang

16-26 mm lang

Formgrößte Breite in der
Mittegrößte Breite im
untersten DrittelFarbeim frischen Zustand
mit dunklen Längs-
streifenim frischen Zustand
einheitlich braun

Erschwert wird die Trennung von Stiel- und Traubeneiche durch eine hohe intra- und interindividuelle Merkmalsvariabilität. Die meisten Bestimmungsmerkmale sind innerhalb eines Baums mehr oder weniger großen Schwankungen unterworfen. Vor allem Blätter von Stockausschlägen, Wasserreisern und Johannistrieben sind oft sehr atypisch geformt (JONES, 1968; SCHWARZ, 1936). Auf modifikatorische Veränderungen der Blattgestalt durch Klimaeinflüsse weist BRENNER (1902) hin.

Die Vielfalt an Eichenformen führte zu einer verwirrenden Aufteilung beider Arten in Unterarten, Varietäten und Formen (Übersichten bei ANDREJEFF, 1929; ASCHERSON und GRAEBNER, 1908-13; HEGI, 1981; SCHNEIDER, 1906; SCHWARZ, 1936). LASCH (1857) beschreibt alleine im Gebiet der märkischen Wälder rund 70 Formen der Stiel- und Traubeneiche. Nach NÖRDLINGER (1876) käme man zu "fast ebensoviel Spielarten als Individuen wollte man ... alle solchen Abweichungen mit eigenem Namen belegen".

In der Literatur gibt es wenige, oft voneinander abweichende Angaben über die unterschiedliche Eignung der einzelnen Merkmale zur Diagnose von Stiel- und Traubeneiche. JONES (1968) mißt der Stiellänge des Fruchtstandes und des Blattes, der Farbe reifer Eicheln, den "Öhrchen" der Blattspreitenbasis und der blattunterseitigen Behaarung die größte taxonomische Wertigkeit zu. OELKERS (1913) kommt zum Ergebnis, daß das Vorhandensein oder Fehlen der Längsstreifung der Eicheln das einzig exakt trennende Merkmal sei. BURGER (1921) hält die Länge des Fruchtstandes für das zuverlässigste Artkriterium. DUPOUEY (1983) gelingt es am besten, *Q. robur* von *Q. petraea* anhand von Frucht- und Blattstiel sowie der Ausformung der Spreitenbasis zu unterscheiden.

Umstritten ist die taxonomische Bedeutung von Büschelhaaren auf der Unterseite von Laubblättern. In der Literatur wird häufig die Meinung vertreten, diese Behaarung sei ein sicheres Erkennungsmerkmal der Traubeneiche, wohingegen Stieleichen stets kahl wären (BÜSGEN, 1911; ETTER, 1944;

JONES, 1959, 1968; MOSS, 1910; WITTMACK, 1919). Anderen Autoren zufolge gibt es blattunterseits behaarte Stieleichen. SCHWARZ (1936) beschreibt diese als var. *puberula*, WEIMARCK (1947 a) als ssp. *puberula*. MOSS (1910) und OLSSON (1975 c) schließlich halten solche Stieleichen für Formen, die aus der Bastardierung mit der Traubeneiche entstanden sind.

Nach OLSSON (1975 b) ist es nicht möglich, Stiel- und Traubeneiche anhand morphologischer Merkmale des Pollens sicher zu unterscheiden. Untersuchungen von SMIT (1973) und COLOMBO et al. (1983) an verschiedenen *Quercus*-Arten zeigen, daß Pollenmerkmale nur die Trennung von Artengruppen, nicht aber die Unterscheidung einzelner Arten erlauben.

Zytologische Unterschiede zwischen Stiel- und Traubeneiche

Mit Ausnahme von *Q. dentata* ($2n=48$) sind alle bislang zytologisch untersuchten Arten der Gattung *Quercus* diploid mit einer Chromosomenzahl von $2n = 24$ (DUFFIELD, 1940; JARETZKY, 1930; SAX, 1930; WIGSTON, 1974). JARETZKY (1930) zufolge lassen sich die Chromosomensätze von Stiel- und Traubeneiche unterscheiden. Bei Traubeneichen sind alle 12 Chromosomen eines Satzes etwa gleich groß, während Stieleichen je eine Gruppe von vier kleineren und acht größeren Chromosomen haben.

Holzanatomische Unterschiede zwischen Stiel- und Traubeneiche

HUBER et al. (1941) fanden im Holz beider Eichenarten kein durchgehendes Unterscheidungsmerkmal. Nur mit Hilfe mehrerer Merkmale gelang ihnen die Arttrennung mit befriedigender Wahrscheinlichkeit. Die große strukturelle Ähnlichkeit des Holzes von Stiel- und Traubeneiche bestätigen COURTOIS et al. (1964).

Isoenzymatische Unterschiede zwischen Stiel- und Traubeneiche

OLSSON (1975 d) untersuchte verschiedene molekulare Formen (Isoenzyme) der Peroxidase in Blättern von Stiel- und Traubeneichen. Eine der gefundenen Isoenzym-Gruppen war ausschließlich, aber nicht immer bei *Q. petraea* und in introgressiven Populationen von Stiel- und Traubeneiche vertreten.

1.23 Artbastardierungen bei Eichen

1.231 Eichenbastardierungen in Nordamerika

Zahlreiche Publikationen beschäftigen sich in Nordamerika, dem Hauptverbreitungsgebiet der Eiche, mit Artbastardierungen in dieser Gattung (ALLARD, 1932, 1942, 1949; BARTLETT, 1951; BENSON, 1962; BENSON et al. 1967; BRAY, 1960; BURK, 1962, 1963, 1965; LEDIG et al., 1969; MAZE, 1968; NESS, 1927; TUCKER, 1952, 1961). Natürliche Bastarde kommen bei einer Vielzahl sympatrisch verbreiteter Arten gleicher Sektion oder Untergattung vor (MULLER, 1952; PALMER, 1948; STEBBINS, 1950; STEBBINS et al., 1947). In einer Zusammenstellung nord-amerikanischer Hybrideichen listet PALMER (1948) 80 Art-Art-Kombinationen auf. Er bezweifelt bei einigen dieser Kombinationen, daß es sich dabei wirklich um Bastarde handelt.

PALMER bemängelt, daß die Beschreibung mutmaßlicher Hybriden zu selten durch kontrollierte Kreuzungen und Nachkommenschaftsprüfungen verifiziert wurde. Zwar ist in Nordamerika die Zahl möglicher Bastardkombinationen sehr groß, echte Hybriden seien in natürlichen Populationen jedoch äußerst selten.

STEBBINS et al. (1947) erklären das seltene Vorkommen von Bastarden mit der Existenz effektiver Kreuzungsbarrieren. Nach MULLER (1952) sind es vorwiegend ökologische Faktoren wie Boden und Klima, die den introgressiven Genfluß begrenzen. Genaustausch kann durch unterschiedliche Standortspräferenzen kompatibler Arten nur dort stattfinden, wo beide Arten auf intermediären Standorten gemeinsam vorkommen. Solche Lebensräume, die für beide Elternarten oft nur suboptimale Lebensbedingungen bieten, können Hybriden einen Wettbewerbsvorteil gegenüber artreinen Individuen bringen.

Derartige Isolationsmechanismen sichern vielen genetisch kompatiblen Eichenarten die taxonomische Identität. Nur selten kommt es durch ausgedehnte Hybridschwärme zur Verschmelzung von Arten (STEBBINS et al., 1947).

1.232 Die Bastardierung zwischen Stiel- und Traubeneiche

Hybriden zwischen Stiel- und Traubeneiche erwähnen zahlreiche Floren- und Dendrologiewerke (ASCHERSON und GRAEBNER, 1908-13; HEGI, 1981; REHDER, 1949; SCHNEIDER, 1906). Die erste Beschreibung dieses Bastards stammt von BECHSTEIN (1816 a, b). Er beschreibt eine "Bastardeiche" (*Q. hybrida*) und eine "Täuschende Eiche" (*Q. decipiens*) als mutmaßliche Kreuzungsprodukte von Stiel- und Traubeneiche. Beide sind morphologisch intermediär oder vereinen verschiedene Merkmale beider Eichen (Anm. des Verf.: Von vielen Autoren wird *Q. rosacea* Bechst. [BECHSTEIN, 1813] als Erstbeschreibung des Hybrids angegeben. Aus dem zitierten Bericht geht jedoch m.E. nicht hervor, daß BECHSTEIN damit einen Hybriden beschreibt, sondern er hält diese Eiche für eine eigene Art oder für eine Varietät der Stieleiche). In der Folgezeit tauchen in der Literatur weitere Beschreibungen und Namen für diesen Hybriden auf (vgl. SCHNEIDER, 1906).

Die Existenz spontaner Hybriden von Stiel- und Traubeneiche ist heute allgemein akzeptiert (GARDINER, 1970; WIGSTON, 1974). Unterschiedlich diskutiert wird allerdings ihre Häufigkeit. Dies liegt im wesentlichen daran, daß eine klare, taxonomisch brauchbare Beschreibung dieses Bastards fehlt.

Nach SCHWARZ (1936) neigt vor allem *Q. robur* stark zur Bastardierung. Er hält Kreuzungen zwischen Stiel- und Traubeneichen für häufig. ASCHERSON und GRAEBNER (1908-13) meinen, dieser Hybrid sei "nirgend selten", könne aber wegen der großen Variabilität der Eltern nicht genau beschrieben werden. Zurückhaltender urteilt KRÜSSMANN (1978); er glaubt, diese Hybriden seien zwar weit verbreitet, aber nirgends häufig. Nach HEGI (1981) sind Hybriden zwischen Stiel- und Traubeneiche in Mitteleuropa "recht selten und nur vereinzelt, hingegen in Skandinavien und in England etwas häufiger".

Gerade in Großbritannien bestand bis Mitte dieses Jahrhunderts die einhellige Meinung, Stiel- und Traubeneiche bastardierten weitgehend frei miteinander (vgl. Literaturübersicht bei GARDINER, 1970). Hybriden galten in natürlichen Eichenpopulationen als allgegenwärtig und häufig. JONES (1959) widerspricht diesen Annahmen mit der Feststellung, daß auch in Mischbeständen von Stiel- und Traubeneiche ein Hybridanteil über 5 % außergewöhnlich sei. Er glaubt, daß die unzureichende Kenntnis der Artmerkmale ursächlich für die Diagnose weit verbreiteter Bastardierung ist.

Zahlreiche variationsstatistische Populationsstudien bestätigen dagegen, daß Bastardierung und Introgression zwischen Stiel- und Traubeneiche in Großbritannien in zum Teil erheblichem Ausmaß gegeben ist (CARLISLE und BROWN, 1965; COUSENS, 1962, 1963, 1965; RUSHTON, 1978, 1983; WIGSTON, 1975). So findet COUSENS (1963) in schottischen Eichenpopulationen einen Hybridanteil von 50 bis 75 %.

Auch aus Skandinavien gibt es Belege für weit verbreitete Bastardierung beider Eichenarten (JOHNSSON, 1952; KRAHL-URBAN, 1951, 1959; OLSSON, 1975 a, 1975 b, 1975 c; WEIMARCK, 1947 a, 1947 b).

OLSSON (1975 a) findet in den von ihm untersuchten Populationen neben den reinen Arten sechs intermediäre Phänotypen. Variationsstatistische Analysen, ergänzt durch Pollen-Fertilitätstests, legen den Schluß nahe, daß diese Zwischenformen Hybriden sind. Den Verdacht der Hybridnatur intermediärer Eichen sieht OLSSON (1975 b) auch durch Messungen an Pollen bestätigt.

Eingehend befaßt sich derselbe Autor (OLSSON, 1975 c) mit der taxonomischen Bedeutung der Blattbehaarung. Er hält es für nicht gerechtfertigt, blattunterseits behaarte Stieleichen, die er in Schweden zahlreich findet, als eigene ssp. *puberula* auszuscheiden. Er glaubt vielmehr, daß diese Formen die Folge einer Geninfiltration von *Q. petraea* sind. OLSSON wirft die Frage auf, ob es angesichts der Tatsache weit verbreiteten Genaustausches zwischen Stiel- und Traubeneiche berechtigt sei, diese als eigenständige Arten zu behandeln.

JOHNSSON (1952) vertritt gleichfalls die Meinung, in Schweden seien Stiel- und Traubeneiche genetisch nur unvollständig getrennt, da Hybriden dort, wo beide Eichen gemeinsam vorkommen, fast ebenso häufig sind wie Vertreter der reinen Arten. Diese Aussage sieht JOHNSSON durch die Ergebnisse der von ihm durchgeführten Analyse der Variabilität von Einzelstammabsaaten bestätigt.

Auch KRAHL-URBAN (1951) diagnostiziert in Schweden häufig mutmaßliche Hybriden von Stiel- und Traubeneiche. Er belegt dies mit der Beobachtung, daß "nördlich der Traubeneichengrenze innerhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes der Stieleiche fast nur Eichen mit deutlichen Stieleichenmerkmalen, dagegen in den südlichen Gebieten,

in denen beide Eichenarten neben- und durcheinander vorkommen, Eichen mit allen nur möglichen Merkmalsübergängen zu finden (sind)".

Nach Untersuchungsergebnissen in französischen Eichenpopulationen (BECKER, 1972; DUPOUEY, 1983; GRANDJEAN und SIGAUD, 1987) ist introgressive Bastardierung von Stiel- und Traubeneiche möglich. DUPOUEY (1983) und GRANDJEAN und SIGAUD (1987) halten den Genaustausch aber für sehr begrenzt, da sie nur sehr selten morphologisch intermediäre Formen finden.

Über Bastardierungen von Stiel- und Traubeneiche wird auch aus Jugoslawien (KRAHL-URBAN, 1959) und aus der Ukraine (BELOUS, 1972) berichtet.

In Deutschland war das Art- und Bastardproblem der beiden einheimischen Eichen nur selten Gegenstand variationsstatistischer Arbeiten. In Niedersachsen wurde versucht, die im Erntezulassungsregister geführten Bestände beider Eichen mit der von RUSHTON (1983) entwickelten Methode zu bonitieren (ANONYMUS, 1986). Danach stellen diese Bestände eine bunte Vielfalt aller möglichen Bestandeskonstellationen dar, die von reinen Stiel- und Traubeneichenbeständen über unterschiedlich stark introgressive Bestände bis hin zu annähernd reinen Hybridbeständen reichen.

Nur wenige Arbeiten zum Bastardproblem von Stiel- und Traubeneichen beruhen auf nichtmorphologischen Methoden. OLSSON (1975 a, 1975 c) testete die Pollenfertilität. Pollen von morphologisch intermediären Eichen erwies sich dabei als weniger fertil als der von typischen Stiel- und Traubeneichen. Durch dieses Resultat sieht er die vermutete Hybridnatur dieser Bäume bestätigt. Eine ähnliche Beobachtung teilt RUSHTON (1972) aus Großbritannien mit.

HOEG (1929) führte cytologische Studien an Stiel- und Traubeneichen sowie an intermediären Formen durch. Alle untersuchten Bäume hatten die gleiche Chromosomenzahl ($2n=24$). Bei den Zwischenformen traten während der Mitose vermehrt Unregelmäßigkeiten auf, die HOEG als Hinweis auf die Bastardnatur dieser Formen wertete.

Chemotaxonomische Methoden wurden bislang kaum zur Unterscheidung von Stiel- und Traubeneiche sowie zur Diagnose mutmaßlicher Bastarde zwischen beiden Arten eingesetzt. Ansatzweise wurde dies in der oben erwähnten Arbeit von OLSSON (1975 d) versucht.

Versuche, die Bastardierbarkeit von Stiel- und Traubeneiche durch kontrollierte Kreuzungen zu prüfen, wurden von DENGLER (1941) und RUSHTON (1977) unternommen. DENGLER führte mehrere Jahre lang Kreuzungsversuche an insgesamt 12 Mutterbäumen durch. Die Artkreuzungen hatten nur geringen Erfolg. 4 % der Kreuzungen Stieleiche x Traubeneiche und nur 1% der Kreuzungen Traubeneiche x Stieleiche führten zur Bildung von Früchten. Die Vergleichswerte intraspezifischer Bestäubungen betragen 36 % (Stieleiche) und 46 % (Traubeneiche). DENGLER kommt zum Schluß, "daß eine leichte Kreuzbarkeit beider Arten nicht besteht, sondern daß im Gegenteil sehr starke Hemmungen für Kreuzung und Gegenkreuzung vorliegen müssen."

Bestätigt wird dieses Fazit von RUSHTON (1977), der in England Kreuzungsexperimente zwischen Stiel- und Traubeneiche ausführte. Nur 0,56 % seiner interspezifischen Kreuzungen waren erfolgreich. Intraspezifische Kreuzungen hatten demgegenüber zu 51 % (Stieleiche) und zu 44 % (Traubeneiche) Erfolg. RUSHTON (1977) wie DENGLER (1941) regen weitere Kreuzungsversuche zur Überprüfung ihrer Ergebnisse an.

1.3 Zielsetzung der Arbeit

Zentrales Problem, das der vorliegenden Arbeit zugrunde liegt, ist das verwandtschaftliche Verhältnis von Stiel- und Traubeneiche. Die Klärung dieses Problems bedarf Antworten auf die Fragen, wie verschieden beide Sippen sind und wie stark sie voneinander genetisch isoliert sind.

Zwei Arbeitshypothesen gilt es zu überprüfen:

1. *Stiel- und Traubeneiche sind distinkte, reproduktiv weitgehend voneinander isolierte Arten mit eindeutig differenzierenden Merkmalsausprägungen. "Übergangsformen" sind die Extreme der Variation der einen oder der anderen Art.*

2. *Stiel- und Traubeneiche sind partiell interfertile Sippen, die durch spontane Bastardierung (Introgression) morphologisch kontinuierlich miteinander verbunden sind.*

Zur Überprüfung dieser Hypothesen wurden in drei verschiedenen Arbeitsgebieten Untersuchungen durchgeführt mit dem Ziel, folgende bislang nicht oder unzureichend geklärte Fragen zu beantworten:

1. Kreuzungsversuche:

Sind Stiel- und Traubeneiche miteinander bastardierbar?

2. Morphologische Untersuchungen:

- a) Sind Stiel- und Traubeneiche anhand morphologischer Merkmale sicher zu unterscheiden?
- b) Ist mit Hilfe morphologischer Merkmale eine Bastarddiagnose möglich?

3. Isoenzymanalysen:

- a) Sind Stiel- und Traubeneiche anhand von Isoenzymen zu trennen?
- b) Eignen sich Isoenzyme zur Bastarddiagnose?

2. KREUZUNGSVERSUCHE

Die Kreuzungsversuche dienten zur Klärung der Frage, ob und in welchem Umfang Stiel- und Traubeneiche miteinander kreuzbar sind.

2.1 Material und Methoden

2.1.1 Ort der Kreuzungsarbeiten und Klonauswahl

Die Kreuzungsarbeiten wurden 1985 und 1986 auf der Stieleichen- und der Traubeneichen-Samenplantage Berkel der Nieders. Forstl. Versuchsanstalt im FA Diekholzen durchgeführt. Die Plantagen, angelegt 1955 (Traubeneiche) bzw. 1957 (Stieleiche), enthalten Klone verschiedener Herkünfte aus dem Bundesgebiet.

Tab. 1 enthält die Herkunftsbezeichnung und Nummer aller an den Kreuzungsversuchen beteiligten Klone (nach Angaben der Nieders. Forstl. Versuchsanstalt). Insgesamt dienten 13 Klone (7 Stiel-, 6 Traubeneichen) als Pollenempfänger. 1985 wurde an sieben (5 Stiel-, 2 Traubeneichen), 1986 an allen 13 Mutterklonen gekreuzt. Da die Eichenblüte 1985 sehr rasch einsetzte, gelang es nur zwei geeignete Traubeneichen-Klone auszuwählen und rechtzeitig einzutüten. Pro Klon wurden die Kreuzungen an jeweils einem Baum ausgeführt.

Pollen für die kontrollierten Bestäubungen wurde 1985 von acht Stieleichen- und 16 Traubeneichen-Klonen, 1986 von sieben Klonen jeder Baumart geerntet.

Alle Klone konnten nach morphologischen Merkmalen zweifelsfrei als Stiel- oder Traubeneichen bestimmt werden. Mögliche Herkunftsunterschiede in der Kreuzungseignung (ROHMEDER und SCHÖNBACH, 1959) sollten durch Einbeziehung von Klonen verschiedener Herkünfte jeder Baumart ausgeglichen werden.

K L O N		Pollenempfänger		Pollenspender	
Name, Nr.	(Abk.)	1985	1986	1985	1986
<u>Stieleiche</u>					
Barlohe 1	(Bar)				x
" 2				x	x
Bramwald 4	(Bram)	x	x		
" 5		x	x		
" 6			x		
Eutin 1	(Eut)			x	
Kl.forst Gött.1	(KloGö)			x	x
" 2		x	x	x	x
" 3			x		
Koberg 8	(Kob)	x	x	x	x
Lensahn 2	(Len)	x	x	x	x
Neumünster 1	(Neu)			x	x
Wolfgang 2	(Wol)			x	
<u>Traubeneiche</u>					
Bramwald 1	(Bram)			x	x
" 2				x	x
Hameln 2	(Ham)		x	x	
Homfeld 1	(Hom)	x	x	x	
Kattenbühl 3	(Kat)			x	
" 4			x	x	
Lüss 3				x	
Mariental 1	(Mar)			x	
Marburg-Süd 1	(Marb)		x		x
" 2				x	
" 5					x
Reinhausen 1	(Rei)			x	x
" 2			x	x	x
Ritzerau 8	(Ritz)			x	
Saarburg-West 2	(Saar)			x	
Waldfischbach-Süd 1	(Wafib)	x	x	x	
" 6				x	
Zell 2	(Zell)			x	x

Summe		7	13	24	14

Tab. 1: Zu Kreuzungsversuchen verwendete Klone auf den Samenplantagen Berkel (FA Diekholzen).

2.12 Versuchsvarianten

Die Kreuzungsversuche bestanden aus folgenden fünf Versuchsvarianten:

1. Intraspezifische Kreuzungen:

Stieleiche x Stieleiche

Traubeneiche x Traubeneiche

2. Interspezifische Kreuzungen:

Stieleiche x Traubeneiche

Traubeneiche x Stieleiche

3. Selbstungsversuche

4. Kontrolle A

5. Kontrolle B.

Kernstück der Kreuzungsversuche waren die interspezifischen und die intraspezifischen Kreuzungen. Aus dem Vergleich dieser beiden Kreuzungsvarianten sollte die Kreuzbarkeit beider Eichenarten ermittelt werden.

Parallel zu den Kreuzungen wurden Selbstungsversuche durchgeführt, um das Ausmaß der Selbstfertilität beider Arten zu ermitteln. Zu diesem Zweck wurden an allen Mutterbäumen mit Ausnahme der Traubeneiche "Hameln 2" nicht kastrierte Blütenzweige durch Bestäubungstüten isoliert. Die Bestäubung ♀ Blüten erfolgte so durch den Pollen der mit eingetüteten ♂ Blüten.

Bei allen Mutterbäumen wurden an kastrierten Blütenzweigen Kontroll-Bestäubungstüten angebracht. Die darin isolierten Blüten blieben unbestäubt (Kontrolle A). Damit sollte überprüft werden, ob die Tüten sicheren Schutz vor ungewollter Fremdbestäubung bieten. Kontrolltüten waren den gleichen Manipulationen ausgesetzt, wie die Bestäubungstüten für Kreuzungen.

1986 wurde bei sieben der 13 Mutterklone eine weitere Kontrollvariante mit dem Ziel durchgeführt, die Reinheit des geernteten Blütenstaubs zu prüfen. Zur Pollengewinnung (siehe 2.13) wurden fast reife Blütenkätzchen vom Baum abgeschnitten. Dabei war nicht auszuschließen, daß Blütenstaub benachbarter, bereits blühender Bäume der jeweils anderen Eichenart auf diese Kätzchen gelangt war und so zur Verunreinigung des geernteten Pollens geführt hatte. Es war nicht möglich, die Reinheit des Pollens von Stiel- und Traubeneiche durch direkten Vergleich zu bestimmen, da kein sicheres Unterscheidungsmerkmal bekannt ist. Eine potentielle Pollenverunreinigung mußte deshalb indirekt mit dem Blütenstaub einer anderen Baumart getestet werden. Zu diesem Zweck wurde Pollen von Buchen nach dem gleichen Verfahren wie bei Eiche in der Nachbarschaft stäubender Eichen geerntet. Mit dem Buchenpollen wurden isolierte ♀ Blüten beider Eichenarten kontrolliert bestäubt (Kontrolle B). Sollten sich die so bestäubten Blüten zu Früchten entwickeln, so mußte der Buchenpollen mit Pollen von Eichen verunreinigt gewesen sein, denn Kreuzbarkeit von Buche und Eiche ist ausgeschlossen. Im Umkehrschluß diente dieser Test dafür, die Reinheit des geernteten Eichenpollens zu überprüfen.

2.13 Beschreibung der Kreuzungsarbeiten

Alle anfallenden Kreuzungsarbeiten auf den Plantagen konnten entweder vom Boden aus oder mit Hilfe einer acht Meter hohen Leiter ausgeführt werden.

Ein- und Austüten der Blütenzweige

Zum Schutz der ♀ Blüten vor ungewollter Fremdbestäubung wurden die Blütenzweige unmittelbar vor Laubausbruch durch Bestäubungstüten isoliert (Abb. 3). Verwendung fanden Bestäubungstüten (Länge: 50 cm, Durchmesser: ca. 20 cm) aus Papier mit einem PVC-Sichtfenster von 13 cm Breite auf ganzer Tütenlänge (Hersteller: DRG Packaging, Toronto, Kanada). 1985 wurden insgesamt 110, 1986 insgesamt 163 Bestäubungstüten verwendet (Tab. 2).

Versuchsvariante	<u>Stieleiche</u>		<u>Traubeneiche</u>		Gesamt
	1985	1986	1985	1986	
intraspez. Kr.	19	26	9	20	74
interspez. Kr.	19	26	12	20	77
Selbstungen	15	13	9	7	44
Kontrolle A	17	20	10	18	65
Kontrolle B	-	9	-	4	13
Summe	70	94	40	69	273

Tab. 2: Anzahl der verwendeten Bestäubungstüten.

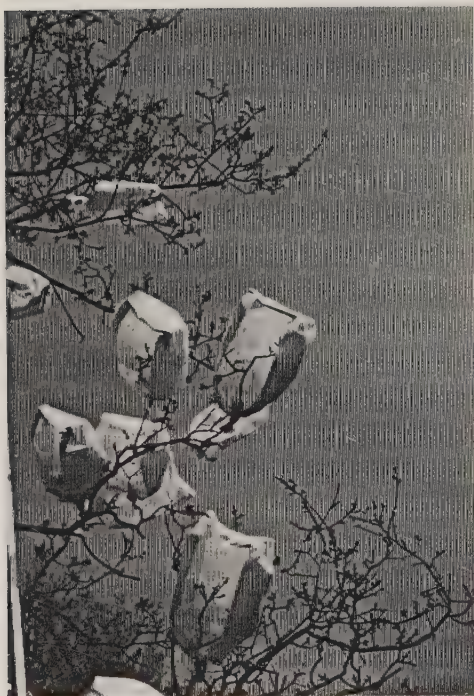


Abb. 3: Eingetütete Eichenzweige.

1985 wurden die Bestäubungstüten etwa einen Monat, 1986 knapp zwei Monate nach der letzten kontrollierten Bestäubung entfernt. Der festgeschnürte Tütenmund blieb am Zweig, um diesen dauerhaft zu markieren. Durch längeres Isolieren der Zweige wurde 1986 versucht, den im Vorjahr massiv aufgetretenen Befall der Eicheln durch den Eichelrüssler (*Balaninus glandium*) zu verhindern. Nach SCHWERTFEGER (1981) legt dieser Käfer seine Eier im Mai und Juni an halbwüchsigen Früchten ab.

Entfernung ♂ Blütenstände

Um ungewollte Selbstbestäubung auszuschließen, mußten mit Ausnahme der Selbstungsvariante alle eingetüteten Blütenzweige kastriert werden.

Bei Eichen erscheinen die ♂ Blütenstände in der Regel kurz vor den ♀, unmittelbar nach dem Aufbrechen der Knospen. Zum Kastrieren wurden die Bestäubungstüten für kurze Zeit vom Zweig abgenommen und die Blütenkätzchen abgezwickelt. Diese Arbeiten erfolgten stets vor dem Beginn der Eichenblüte. Als problematisch erwies es sich, daß die Knospen eines Zweiges zeitlich verschieden austreiben. Neben bereits ausgetriebenen Knospen, deren Blütenkätzchen einfach zu entfernen sind, kommen oft am selben Zweig noch weitgehend geschlossene Knospen vor. Diese mußten durch vorsichtiges Abblättern der Knospenschuppen geöffnet werden, um die noch versteckt sitzenden Kätzchen zu entfernen.

Pollengewinnung

Aus Vorversuchen wurde deutlich, daß die Pollengewinnung bei Eiche längere Zeit vor dem natürlichen Austrieb der Knospen wenig ergiebig ist. Im März und April 1985 wurden Eichenzweige zur Pollengewinnung in ein beheiztes Gewächshaus gestellt. Die Zweige trieben nur zögernd aus und nur wenige Blütenkätzchen kamen zum Stäuben.

Der benötigte Pollen wurde deshalb in beiden Jahren zur Zeit der natürlichen Eichenblüte geerntet. Als Pollenspender dienten die in Tab. 1 genannten Klone. Es wurden stets mehrere Klone einer Baumart beerntet, da für die Bestäubungen ein Pollengemisch verschiedener Väter verwendet wurde. Damit sollten mögliche individuelle Unterschiede in der Kreuzungseignung der Pollenspender ausgeglichen werden.

Zur Ernte wurden fast reife, aber noch nicht stäubende Blütenstände abgeschnitten und anschließend wenige Tage bis zum Stäuben gelagert. Hierfür standen verschiedene Räume eines Geräteschuppens nahe den Plantagen zur Verfügung. Die Lagerung und das Abstäuben der Blütenstände konnten so nach Baumarten getrennt erfolgen.

Zur Pollengewinnung wurden die reifen Kätzchen über einem engmaschigen Sieb abgeklopft, der entlassene Blütenstaub mittels Trichter in ein Glasgefäß geleitet und anschließend bis zur Verwendung im Kühlschrank gelagert.

Ein bis zwei Tage nach der Ernte wurde bestäubt. Von jeder Tagesernte wurde eine kleine Menge für Pollen-Keimprüfungen zurückbehalten.

Die Ernte des Buchenpollens erfolgte nach der gleichen Methode und zur gleichen Zeit wie bei den Eichen. Zur Beerntung stand die Buchen-Samenplantage Berkel zur Verfügung, die genau zwischen den Plantagen von Stiel- und Traubeneiche liegt.

Wenige Tage nach Abschluß der kontrollierten Bestäubungen wurde die Keimfähigkeit von Pollen-Mischproben aller beernteter Klone von Stiel- und Traubeneiche geprüft. Die Keimtests erfolgten auf Rohrzucker-Agar (20% Saccharose, 2% Agar; DENGLE und SCAMONI, 1939). Die Keimrate betrug 1985 bei Stiel- und Traubeneiche jeweils etwa 20%. 1986 lag sie mit 38% bei der Stieleiche und 49% bei der Traubeneiche deutlich höher als im Vorjahr.

Bestäubungen

Die Bestäubungen wurden mit Pollenzerstäubern (Abb. 4) ausgeführt, die in ihren wesentlichen Konstruktionsmerkmalen dem von ROHMEDE (1954) beschriebenen Bestäubungsgerät entsprechen. Mit diesem Gerät konnte bestäubt werden, ohne die Tüten vom Zweig abzunehmen. Durch ein kleines Loch wurde die Kanülenspitze des Zerstäubers in die Tüte eingeführt und der

Pollen eingestäubt. Das Loch wurde unmittelbar danach wieder verschlossen.

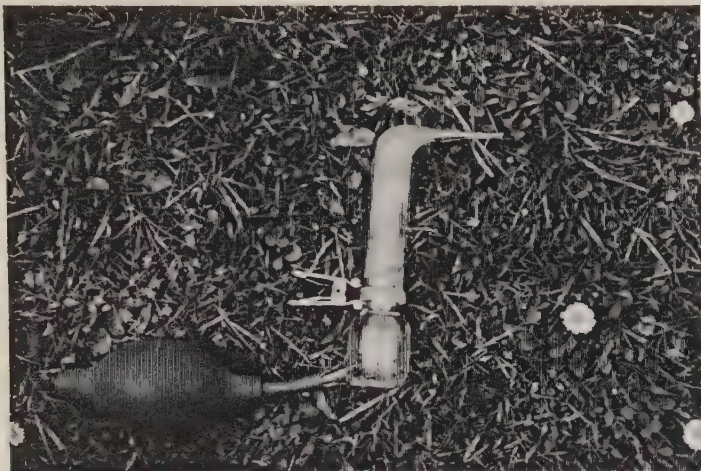


Abb. 4: Pollenzerstäuber.

Für jede der drei Pollenarten (Stiel-, Traubeneiche, Buche) stand ein Zerstäuber zur Verfügung. Ein viertes Gerät ohne Pollenfüllung diente dazu, an den Tüten der Kontrollvariante A (ohne Bestäubung) die gleichen Manipulationen wie an den anderen Tüten auszuführen.

Der günstigste Zeitpunkt zur Bestäubung von Eichenblüten ist äußerlich schwer zu erkennen. Zudem sind die Blüten eines Zweiges häufig unterschiedlich weit entwickelt. Deshalb wurde zur Blütezeit über einen längeren Zeitraum hinweg mehrmals bestäubt. Als Anhalt galt, daß sich die Narben fängischer Blüten glänzend rot färben. 1985 erfolgten zwischen dem 15. Mai und dem 21. Mai sechs Bestäubungen. 1986 wurde in der Zeit vom 9. Mai bis 13. Mai viermal bestäubt.

Die Bestäubungstüten der Selbstungsversuche wurden zur Zeit des Stäubens täglich kurz geschüttelt, um die Eigenbestäubung zu intensivieren.

Ernte der Eicheln und ihre weitere Behandlung

Im Spätsommer 1985 und 1986 wurden an den Mutterbäumen kleine Säcke aus lichtdurchlässigem Vliesgewebe befestigt, um die aus den Kreuzungen hervorgegangenen Eicheln aufzufangen. Die Entnahme der Früchte aus diesen Säcken erfolgte 1985 am 21. Oktober, 1986 am 5. Oktober. Die geernteten Früchte wurden zur Überwinterung im Klimaschrank (2°C) in ein feuchtes Torf-Sand-Gemisch eingelagert. Im April nach der Ernte erfolgte im Gewächshaus die Aussaat.

Datenerhebung

Der Erfolg der kontrollierten Bestäubungen ergibt sich aus dem Verhältnis der Anzahl gebildeter Früchte zur Anzahl der bestäubten Blüten.

Die Zahl $\varnothing$ Blüten konnte erst unmittelbar nach dem Austüten der Zweige ermittelt werden, denn vor dem Eintüten waren die $\varnothing$ Stände noch nicht voll entwickelt und eingetütete Zweige sind für das exakte Auszählen der Blüten zu unübersichtlich. Zum Zeitpunkt des Austütens waren die Blütenstände aber bereits mehrere Wochen alt. Deswegen konnte in vielen Fällen die genaue Zahl der ohnehin unscheinbaren Blüten pro Blütenstand nicht mehr sicher ermittelt werden. Die Blütenzahl eines jeden eingetüteten Zweiges mußte deshalb durch Multiplikation der Zahl der Blütenstände mit einer gesondert erhobenen durchschnittlichen Blütenzahl pro Stand berechnet werden. Die Zahl der vorhandenen Blütenstände ergab sich aus der Zahl der zum Zeitpunkt des Auszählens noch am Zweig stehenden und der Zahl der vom Zweig bereits abgefallenen und in den Bestäubungstüten liegengebliebenen Blütenstände. Die mittlere Blütenzahl eines Blütenstandes wurde 1986 ermittelt. An fünf Stiel- und fünf Traubeneichen-Mutterbäumen wurden zur Blütezeit jeweils 50 $\varnothing$ Blütenstände geerntet und die Blütenzahl genau bestimmt. Stieleichen haben danach etwa vier Blüten, Traubeneichen etwa fünf Blüten in jedem Blütenstand.

Eine erfolgreiche Befruchtung läßt sich bei Stiel- und Traubeneichen meist nicht vor Anfang Juli feststellen. Zwischen Bestäubung und Befruchtung vergehen etwa acht Wochen (BÜSGEN, 1911; WIGSTON, 1974). Kurz nach dem Abblühen fällt ein Teil der Blüten sofort ab, andere entwickeln sich durch Wachstum von Fruchtknotenwand und Cupula weiter. Dieses Wachstum kann auch bei unbestäubten Blüten stattfinden (ROHMEDEDER und SCHÖNBACH, 1959). Erst ab Ende Juni differenzieren sich befruchtete Blüten durch deutliches Frucht- wachstum von unbefruchteten (Abb. 5). Letztere stellen ihr Wachstum zu dieser Zeit ein und fallen schließlich ab. Mitte August sind Eicheln in der Regel zur Hälfte, Mitte bis Ende September ganz ausgewachsen.



Abb. 5: Unterschiedliche Entwicklung befruchteter (rechts) und unbefruchteter Stieleichenblüten.

Die Zahl der Früchte wurde in beiden Jahren jeweils zweimal ermittelt. Die erste Erfolgskontrolle erfolgte Mitte August (August-Aufnahme), eine weitere in der zweiten Septemberhälfte (September-Aufnahme). Eine Frucht wurde nur dann gewertet, wenn die Eichel über den Rand der Cupula hervorgetreten war.

Für jeden Aufnahmetermin wurde der Kreuzungserfolg berechnet, der in Prozent die Zahl der gebildeten Früchte bezogen auf die Anzahl bestäubter Blüten angibt. Die Kreuzungserfolge wurden für jeden Baum einzeln sowie für die verschiedenen Kreuzungskombinationen insgesamt berechnet. Bei den Selbstungsversuchen wurde analog verfahren.

Von jeder geernteten Eichel wurden Länge und größter Durchmesser ermittelt sowie äußerlich sichtbare Schäden vermerkt.

2.14 Zeitlicher Ablauf der Versuche

Nachfolgend sind die genauen Termine der einzelnen Arbeitsgänge bei den Kreuzungsversuchen 1985 und 1986 zusammengefaßt:

-Eintüten:

1985: 3./4. Mai

1986: 29./30. April

-Kastrieren der Blütenzweige:

1985: 9.-11. Mai

1986: 1.-5. Mai

-Ernte des Pollens:

1985: 12./13./15./17./19. Mai

1986: 8./9./11./12./13. Mai

-Bestäuben:

1985: 15./16./17./18./19./21. Mai

1986: 9./11./12./13. Mai

-Austüten, Zählen ♀ Blütenstände:

1985: 18./19. Juni

1986: 5.-7. Juli

-Erfolgskontrolle im August:

1985: 16. August

1986: 14./15. August

-Erfolgskontrolle im September:

1985: 23. September

1986: 21. September

-Eichelernte:

1985: 21. Oktober

1986: 5. Oktober

2.2 Ergebnisse

2.21 Eichenblüte und -mast 1985 und 1986 auf den
Samenplantagen Berkel

1985 und 1986 blühten die Eichen der Plantagen Berkel allgemein gut. In beiden Jahren konnten in allen Bestäubungstüten ♀ Blütenstände festgestellt werden.

Die Eichenmast fiel 1985 auf den Plantagen allgemein schlecht aus (Sprengmast). Alle fünf Stieleichen-Mütter fruktifizierten nur spärlich. Der Fruchtbehang der Traubeneichen war im Vergleich dazu noch schlechter. Eine der beiden Traubeneichen-Mütter fruktifizierte überhaupt nicht, die andere spärlich.

Stiel- und Traubeneichen fruchteten 1986 etwas besser als im Vorjahr. Alle sieben Stieleichen-Mütter trugen im Herbst Früchte. Bei der Traubeneiche fruktifizierten fünf der sechs Mutterbäume. Hervorzuheben ist, daß der Fruchtausatz infolge kontrollierter intraspezifischer Bestäubungen in beiden Jahren meist besser war als jener nach freier Abblüte.

1985 und 1986 wurden die Eicheln in großem Umfang durch die Larven des Eichelnrüßlers geschädigt. Befallene Eicheln entwickelten sich zunächst normal weiter. Ein Großteil dieser Früchte fiel jeweils ab August vorzeitig und nicht ausgereift ab. Der andere Teil der befallenen Eicheln verblieb bis zur Reife am Baum. Äußerlich waren diese von gesunden Früchten nur durch das Ausbohrloch zu unterscheiden, durch das die Larve die Eichel verläßt.

2.22 Ergebnisse der Kontrollvarianten

Die Bestäubungstüten erwiesen sich als wirksamer Schutz der isolierten Blüten vor Fremdbestäubung. 1985 wurden an sieben Mutterklonen 584 ♀ Blüten, im Jahr danach an 13 Bäumen 1971 ♀ Blüten isoliert. In keinem Fall konnte Fruchtbildung festgestellt werden.

1986 wurden zur Kontrolle der Reinheit des geernteten Pollens an sieben Mutterklonen insgesamt 441 ♀ Blüten isoliert und mit Buchenpollen bestäubt (Kontrolle B). Der geerntete Pollen stellte sich als rein heraus, da kein Fruchtausatz beobachtet werden konnte.

2.23 Erfolg der intra- und interspezifischen Kreuzungen

2.231 Erfolgskontrollen im August

Tab. 3 enthält die im August 1985 und im August 1986 ermittelten Kreuzungsergebnisse. In beiden Jahren wurden insgesamt 3352 Artkreuzungen durchgeführt. Davon entfielen 1672 auf die Kombination Stieleiche x Traubeneiche und 1680 auf die reziproke Kreuzung. 2878 Blüten (1508 an Stieleichen, 1370 an Traubeneichen) wurden intraspezifisch bestäubt.

	1 9 8 5			1 9 8 6			G e s a m t		
	Blüten	Früchte	Kr.erf.	Blüten	Früchte	Kr.erf.	Blüten	Früchte	Kr.erf.
	N	N	%	N	N	%	N	N	%
St.E.xSt.E.	300	55	18,3	1208	287	23,8	1508	342	22,7
St.E.xTr.E.	364	34	9,3	1308	93	7,1	1672	127	7,6
Tr.E.xTr.E.	175	1	0,6	1195	133	11,1	1370	134	9,8
Tr.E.xSt.E.	450	1	0,2	1230	0	0	1680	1	0,1

Tab. 3: Intra- und interspezifische Eichen-Kreuzungen (August-Aufnahmen): Anzahl der bestäubten Blüten, der gebildeten Früchte und der daraus berechnete Kreuzungserfolg (Kr.erf.).

Entsprechend der nur mäßigen Eichenmast beider Jahre, waren die Erfolge der kontrollierten Bestäubungen allgemein relativ gering. So betrug der intraspezifische Kreuzungserfolg insgesamt bei Stieleichen nur 22,7%, bei Traubeneichen sogar nur 9,8%.

Nimmt man beide Jahre zusammen, so ergibt sich, daß intra- wie interspezifische Bestäubungen bei Stieleichen erfolgreicher verliefen als bei Traubeneichen. Besonders deutlich ausgeprägt war dieser Unterschied bei den Artbastardierungen.

Die Bestäubung von 1680 Traubeneichenblüten mit Stieleichenpollen erbrachte eine einzige Frucht, was einem Kreuzungserfolg von nur 0,1% entspricht. Mit einem Erfolg von 7,6% verliefen die Kreuzungen Stieleiche x Traubeneiche erheblich erfolgreicher. Die Kreuzbarkeit beider Arten war somit entscheidend davon abhängig, welche Art als Pollenempfänger bzw. als Pollenspender diente. Während an Stieleichen-Mutterbäumen intraspezifische Kreuzungen nur etwa dreimal erfolgreicher waren als interspezifische (22.7% gegenüber 7,6%), verliefen an Traubeneichen-Mutterbäumen die Kreuzungen innerhalb der Art 98 mal erfolgreicher als zwischen den Arten (9,8% gegenüber 0,1%).

Im Trend wurden diese Resultate sowohl 1985 wie 1986 bestätigt. In beiden Jahren verliefen intraspezifische Kreuzungen bei Stieleichen erfolgreicher als bei Traubeneichen. Besonders auffallend war der Unterschied 1985, wo einem Kreuzungserfolg Stieleiche x Stieleiche von 18,3% ein Kreuzungserfolg Traubeneiche x Traubeneiche von weniger als einem Prozent gegenüberstand.

Auch die Artkreuzungen verliefen in beiden Jahren bei Stieleichen erheblich erfolgreicher als bei Traubeneichen. Der Erfolg der Kreuzungen Stieleiche x Traubeneiche betrug 1985 9,3% und 1986 7.1%. Bezogen auf die intraspezifische Kreuzbarkeit war die interspezifische Kreuzbarkeit der Stieleichen 1985 deutlich höher als 1986. Im ersten Jahr war der Erfolg Stieleiche x Traubeneiche etwa halb so hoch, im Jahr darauf nurmehr ein Drittel so hoch wie der der intraspezifischen Stieleichen-Kreuzungen.

Die Bestäubungen Traubeneiche x Stieleiche stellten sich mit 0,2% (1985) und 0% (1986) in beiden Jahren als fast gleich erfolglos heraus.

Die Kreuzungsergebnisse der einzelnen Mutterbäume sind für Stieleiche in Tab. 4, für Traubeneiche in Tab. 5 dargestellt.

Klon	St.E. x St.E.			St.E. x Tr.E.		
	1985	1986	Gesamt	1985	1986	Gesamt
Bra 4	19 (32)	29 (76)	26 (108)	0 (36)	0 (124)	0 (160)
Bra 5	14 (128)	28 (488)	25 (616)	5 (96)	20 (432)	18 (528)
Bra 6	-	27 (276)	27 (276)	-	0,5 (232)	0,5 (232)
Klogö 2	12 (16)	22 (116)	21 (132)	0 (40)	1 (200)	1 (240)
Klogö 3	-	5 (40)	5 (40)	-	1 (80)	1 (80)
Len 2	26 (88)	21 (120)	23 (208)	33 (84)	0 (68)	18 (152)
Kob 8	17 (36)	1 (92)	5 (128)	1 (108)	0 (172)	0,4 (280)
Summe	18 (300)	24 (1208)	23 (1508)	9 (364)	7 (1308)	8 (1672)

Tab.4: Nach Stieleichen-Müttern getrennte Ergebnisse der intra- und interspezifischen Bestäubungen (August-Aufnahmen). Angegeben ist der Kreuzungserfolg (in %) sowie in Klammern darunter die Zahl der bestäubten Blüten.

Die Kreuzungserfolge der intra- wie der interspezifischen Stieleichen-Bestäubungen waren durch beträchtliche individuelle, d.h. klonspezifische Unterschiede geprägt. Die Ergebnisse beider Jahre zusammengefaßt, schwankten die Erfolge der Kreuzungen Stieleiche x Stieleiche je nach Baum zwischen 5%

("Koberg 8") und 27% ("Bramwald 6"). 1986 war die individuelle Variation stärker als 1985. Hervorzuheben ist, daß die einzelnen Bäume 1985 und 1986 jeweils deutlich voneinander abweichende Ergebnisse erzielten. So waren 1986 "Bramwald 4", "Bramwald 5" sowie "Klosterforst Gött. 2" besser, "Lensahn 2" und "Koberg 8" hingegen schlechter intraspezifisch kreuzbar als im Jahr zuvor.

Der Erfolg Stieleiche x Traubeneiche erwies sich in noch stärkerem Maße als individuell verschieden. Fünf der sieben Stieleichen stellten sich als weitgehend nicht mit Traubeneiche kreuzbar heraus. Sie erzielten mit Kreuzungserfolgen zwischen 0% und 1% Ergebnisse, die ähnlich niedrig waren wie die der Kreuzungen Traubeneiche x Stieleiche. Die Klone "Bramwald 5" und "Lensahn 2" waren dagegen gut mit der Traubeneiche kreuzbar. Sie erreichten über beide Jahre gesehen interspezifische Kreuzungserfolge von jeweils 18%. Der Vergleichswert intraspezifischer Bestäubungen betrug bei "Bramwald 5" 25% und bei "Lensahn 2" 23%. Die Bestäubungen Stieleiche x Traubeneiche ergaben jeweils bis Mitte August 1985 und 1986 insgesamt 127 Früchte. Davon entfielen 121 (= 95%) alleine auf diese beiden Klone.

Diese zwei im Gesamtergebnis beider Jahre etwa gleich gut mit Traubeneichen kreuzbaren Stieleichen erzielten 1985 und 1986 jeweils sehr unterschiedliche Kreuzungsergebnisse. Der Kreuzungserfolg von "Bramwald 5" betrug im ersten Jahr 5%, im zweiten hingegen 20%. "Lensahn 2" hingegen erzielte 1985 ein Ergebnis von 33%, im Jahr darauf stellte sich dieser Klon dann aber als überhaupt nicht mit Traubeneichen bastardierbar heraus. Hervorzuheben ist, daß 1985 der Erfolg intraspezifischer Kreuzungen bei "Lensahn 2" mit 26% geringer ausfiel als der Erfolg der Artbastardierungen mit Traubeneiche (33%)

Klon	Tr.E. x Tr.E.			Tr.E. x St.E.		
	1985	1986	Gesamt	1985	1986	Gesamt
Ham 2	-	5 (190)	5 (190)	-	0 (175)	0 (175)
Hom 1	0 (130)	7 (175)	4 (305)	0 (315)	0 (55)	0 (370)
Ka 4	-	19 (295)	19 (295)	-	0 (365)	0 (365)
Marb 1	-	14 (290)	14 (290)	-	0 (310)	0 (310)
Rein 2	-	9 (140)	9 (140)	-	0 (235)	0 (235)
Wafib 1	2 (45)	0 (105)	1 (150)	1 (135)	0 (90)	0,4 (225)
Summe	1 (175)	11 (1195)	10 (1370)	0,2 (450)	0 (1230)	0,1 (1680)

Tab. 5: Nach Traubeneichen-Müttern getrennte Ergebnisse der intra- und interspezifischen Bestäubungen (August-Aufnahmen). Angegeben ist der Kreuzungserfolg (in %) sowie in Klammern darunter die Zahl der bestäubten Blüten.

Auch der Erfolg der Kreuzungen Traubeneiche x Traubeneiche wies 1986 mit Werten zwischen 0% und 19% deutlich individuelle Unterschiede auf (Tab. 5). 1985 wurde nur an den Klonen "Homfeld 1" und "Waldfischbach 1" gekreuzt. Sie erzielten Kreuzungserfolge von 0% bzw. 2%.

Die Bestäubungen Traubeneiche x Stieleiche verliefen von einer Ausnahme abgesehen bei allen Bäumen erfolglos (Tab. 5). Der Klon "Waldfischbach 1" erzielte 1985 mit der einzigen an einer Traubeneiche beobachteten Hybridfrucht einen Kreuzungserfolg von etwas weniger als 1%.

2.232 Erfolgskontrollen im September

Tab. 6 enthält die im September 1985 und im September 1986 ermittelten Kreuzungsergebnisse.

	1 9 8 5			1 9 8 6			G e s a m t		
	Blüten	Früchte	Kr.erf.	Blüten	Früchte	Kr.erf.	Blüten	Früchte	Kr.erf.
	N	N	%	N	N	%	N	N	%
St.E. x St.E.	300	12	4,0	1208	178	14,7	1508	190	12,6
St.E. x Tr.E.	364	25	6,9	1308	70	5,3	1672	95	5,7
Tr.E. x Tr.E.	175	0	0	1195	93	7,8	1370	93	6,8
Tr.E. x St.E.	450	0	0	1230	0	0	1680	0	0

Tab. 6: Intra- und interspezifische Eichen-Kreuzungen (September-Aufnahmen): Anzahl der bestäubten Blüten, der gebildeten Früchte und der daraus berechnete Kreuzungserfolg. Die hier angegebene Zahl der Früchte entspricht der Anzahl der im Oktober geernteten.

Sowohl 1985 als auch 1986 war der Fruchtbehang im September geringer als im August (vgl. Tab. 3). Tab. 7 stellt die Kreuzungserfolge der September- und der August-Aufnahmen einander gegenüber. Die im September z.T. erheblich verringerten Kreuzungserfolge waren in beiden Jahren die Folge starken vorzeitigen Fruchtfalls zwischen den zwei Aufnahmeterminen, zum größten Teil verursacht durch den Befall der reifenden Eicheln mit Larven des Eichelbohrers. Daneben führten Entwicklungsstörungen unbekannter Ursache zum vorzeitigen Abfall der unreifen Früchte.

	1 9 8 5		1 9 8 6		Gesamt	
	Aug.	Sept.	Aug.	Sept.	Aug.	Sept.
1. St.E.xSt.E.	18,3	4,0	23,8	14,7	22,7	12,6
2. St.E.xTr.E.	9,3	6,9	7,1	5,3	7,6	5,7
(2 in % von 1)	(50,8)	(172,5)	(29,8)	(36,0)	(33,5)	(45,2)
3. Tr.E.xTr.E.	0,6	0	11,1	7,8	9,8	6,8
4. Tr.E.xSt.E.	0,2	0	0	0	0,1	0

Tab. 7: Vergleich der Kreuzungserfolge der August- und der September-Aufnahmen (in %).

Für die Frage der Kreuzbarkeit von Stiel- und Traubeneiche ist dabei von Einfluß, daß die Verminderung der Kreuzungserfolge von August zu September bei den intra-spezifischen Stieleichen-Kreuzungen stärker ausfiel als bei den Kreuzungen Stieleiche x Traubeneiche. Insgesamt reduzierte sich das Ergebnis Stieleiche x Stieleiche von 22,7% (August) auf 12,6% (September), während sich das Resultat Stieleiche x Traubeneiche nur von 7,6% auf 5,7% verminderte.

Dies hat zur Folge, daß sich das Verhältnis der interspezifischen zur intraspezifischen Kreuzbarkeit deutlich zugunsten einer höheren Bastardierbarkeit der Arten verändert. Drückt man den Erfolg der Kreuzungen Stieleiche x Traubeneiche in Prozent des Erfolges intraspezifischer Stieleichen-Kreuzungen aus (Tab. 7), so ergibt sich für beide Jahre zusammen im September ein Wert von 45,2% gegenüber 33,5% im August. Diese nach den September-Resultaten relativ bessere Bastardierbarkeit beider Arten resultierte vor allem aus den Ergebnissen des Jahres 1985, in dem der Unterschied zwischen beiden Aufnahmetermen mit 50,8% (August) bzw.

172,5% (September) besonders gravierend ausfiel. In diesem Jahr verliefen die Bestäubungen Stieleiche x Traubeneiche den September-Ergebnissen zufolge erfolgreicher als die intraspezifischen Bestäubungen.

Diese unterschiedlichen Ergebnisse der August- und der September-Aufnahmen waren hauptsächlich durch den Eichelrüssler verursacht. Es muß angenommen werden, daß diese Schäden zufällig die aus intraspezifischen Bestäubungen hervorgegangenen Früchte stärker trafen als jene aus interspezifischen Bestäubungen. Deswegen dürften die durch *Balaninus glandium* nicht beeinflussten Resultate der August-Aufnahmen eine bessere Grundlage zur Beantwortung der Frage nach der Kreuzbarkeit zwischen Stiel- und Traubeneiche liefern.

2.233 Die geernteten Eicheln und ihre weitere Entwicklung

1985 wurden 37 reife Eicheln geerntet. 25 dieser Früchte stammten aus Kreuzungen Stieleiche x Traubeneiche, 12 aus Kreuzungen Stieleiche x Stieleiche (Tab. 6).

21 der 37 Eicheln waren von Larven des Eichelrüssler befallen. Die Aussaat der 16 äußerlich gesunden Eicheln im April 1986 erbrachte neun Keimlinge. Vier davon stammten aus Samen von Hybrideicheln, fünf aus Samen reiner Stieleicheln. Nach Abschluß der ersten Vegetationsperiode hatten die vier Hybriden eine durchschnittliche Größe von 22 cm ($x_{min} = 16$ cm, $x_{max} = 33$ cm). Die fünf Stieleichenkeimlinge waren im Mittel 16 cm groß ($x_{min} = 8$ cm, $x_{max} = 23$ cm). Keine dieser Pflanzen überlebte den Winter 1986/87. Wahrscheinlich führten strenge und lang anhaltende Fröste dieses Winters zum Absterben der im freien Überwinterten Pflanzen.

1986 wurden insgesamt 341 Eicheln geerntet. 70 Früchte stammten von Kreuzungen Stieleiche x Traubeneiche (Tab. 6), davon 67 alleine vom Klon "Bramwald 5". Rund 40% aller geernteten Eicheln waren durch Larven des Eichelrüsslers geschädigt. Früchte inter- und intraspezifischer Kreuzungen waren davon zu etwa gleichen Anteilen betroffen.

Während der Überwinterung führte epidemischer Befall der Eicheln durch den Pilz *Ciboria batschiana*, dem Erreger der "Schwarzen Eichelfäule", zum Verfaulen der meisten Früchte. Alle überwinterten Hybrideicheln gingen dadurch verloren.

Die ausschließlich von Stieleichen-Mutterbäumen stammenden Hybrideicheln konnten äußerlich nicht von reinen Stieleicheln unterschieden werden. Bastardeicheln hatten ebenso wie die Früchte der Stieleiche dunkle Längsstreifen. Diese sind charakteristisch für Stieleicheln und fehlen in der Regel bei Traubeneicheln (Abb. 6).



Abb. 6: Je zwei Stieleicheln (links oben), Traubeneicheln (links unten) sowie zwei Bastardeicheln (rechts).

Größenvergleiche zwischen äußerlich gesunden hybriden und artreinen Eicheln konnten nur 1986 bei der Stieleiche "Bramwald 5" durchgeführt werden. Alle anderen Bäume lieferten für die Ermittlung sinnvoller Mittelwerte von Länge und Breite zu wenig Früchte. Im Mittel waren die 63 Eicheln dieses Baumes, die sich nach intraspezifischer Bestäubung entwickelten, 19,2 mm lang und 13,1 mm breit. Die 44 vermessenen Hybrideicheln waren geringfügig und statistisch nicht signifikant kleiner. Ihre Länge betrug durchschnittlich 18,7 mm, ihre maximale Breite durchschnittlich 12,9 mm. Das Verhältnis Länge zu Breite war mit 1,47 bei Stieleicheln und 1,45 bei Hybrideicheln nahezu identisch.

2.24 Selbstungsversuche

Die Ergebnisse der 1985 und 1986 durchgeführten Selbstbestäubungen sind für alle Bäume in Tab. 8 zusammengefaßt. Die Zahl der Früchte wurde im August 1985 und im August 1986 ermittelt.

	<u>S T I E L E I C H E</u>			<u>T R A U B E N E I C H E</u>		
	Blüten	Früchte	Erfolg	Blüten	Früchte	Erfolg
	N	N	%	N	N	%
1985	308	3	1,0	210	0	0
1986	772	2	0,3	445	0	0
Gesamt	1080	5	0,5	655	0	0

Tab. 8: Ergebnisse der Selbstungsversuche: Zahl der geselbsteten Blüten, Zahl der Früchte sowie der daraus ermittelte Selbstungserfolg.

1985 und 1986 wurden an fünf Traubeneichen insgesamt 655 Blüten geselbstet. In keinem Fall konnte Selbstbefruchtung nachgewiesen werden. Bei der Stieleiche erfolgten in beiden Jahren an sieben Bäumen insgesamt 1080 Selbstbestäubungen. Mitte August konnte in fünf Fällen ($=0,5\%$) Selbstbefruchtung festgestellt werden. 1985 wurde beim Klon "Lensahn 2" mit drei Früchten bei 116 bestäubten Blüten ($=2,6\%$) die höchste Selbstungsrate beobachtet. Alle durch Selbstung entstandenen Früchte fielen vorzeitig ab. Im September war keine aus Selbstbestäubung entstandene Frucht mehr vorhanden.

2.25 Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

1. Stiel- und Traubeneiche sind in begrenztem Umfang miteinander kreuzbar. Die Kreuzbarkeit wird maßgeblich dadurch bestimmt, welche Baumart Pollenempfänger und welche Pollenspender ist. Die Kreuzungen Traubeneiche x Stieleiche erwiesen sich mit einem Kreuzungserfolg von $0,1\%$ als nahezu völlig steril. Bei der reziproken Kombination Stieleiche x Traubeneiche entwickelten sich rund 8% der bestäubten Blüten zu Früchten. Der Erfolg intraspezifischer Bestäubungen betrug bei Stieleichen knapp 23% , bei Traubeneichen knapp 10% .

2. Die Kreuzbarkeit Stieleiche x Traubeneiche war individuell sowie von Jahr zu Jahr sehr verschieden. Zwei der sieben Stieleichen erwiesen sich jeweils in einem der beiden Versuchsjahre als gut, die übrigen fünf dagegen als nicht oder fast nicht mit der Traubeneiche kreuzbar.

3. Aus Kreuzungen Stieleiche x Traubeneiche entstandene Eicheln unterscheiden sich äußerlich nicht von reinen Stieleicheheln. Einige dieser Hybrideicheln entwickelten sich zu vitalen Keimlingen.

4. Mit Selbstungsraten von $0,5\%$ bzw. 0% erwiesen sich Stiel- und Traubeneiche als weitgehend selbsteril.

3. Morphologische Untersuchungen

Ziel der morphologischen Untersuchungen war es, Merkmale des Laubblattes und des Fruchtstandes variationsstatistisch zu analysieren, um die Eignung dieser Merkmale zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche sowie zur Bastarddiagnose zu ermitteln.

3.1 Material und Methode

3.11 Auswahl der untersuchten Bäume

1984 und 1985 wurden an verschiedenen Orten in der BRD und in Polen von insgesamt 279 Eichen Laubblätter, von 161 dieser Bäume zudem auch Fruchtstände für die morphologischen Untersuchungen gesammelt. Die Artzugehörigkeit der Bäume wurde bei der Probenahme anhand der im Kapitel 1.22 aufgeführten Merkmale zur Unterscheidung von Stiel- und Traubeneiche bestimmt. Individuen, die nicht eindeutig einer der beiden Arten zugeordnet werden konnten, wurden als intermediär bezeichnet. Nach den so vorgenommenen Bestimmungen (im Folgenden "a priori-Bestimmungen" genannt) waren von 279 Bäumen:

- 137 Stieleichen (87 mit Fruchtständen)
- 109 Traubeneichen (71 mit Fruchtständen)
- 33 intermediäre Eichen (3 mit Fruchtständen).

Ganz bewußt wurden Eichen verschiedener Herkünfte in die Untersuchungen einbezogen, um so einen möglichst großen Teil der morphologischen Variabilität beider Arten zu erfassen. Tab. 9 gibt an, woher die untersuchten Bäume stammen.

Nr.	Herkünfte bzw. Ernteorte	St.E.	Tr.E.	Interm.	Gesamt
1	Echinger Lohe, Obb.	10			10
2	Eichstätt, Obb.	5			5
3	Traunstein, Obb.	5			5
4	Putzbrunn, Obb.	10			10
5	Zellerwald, Obb.	10			10
6	Badenweiler, Bawü.	5			5
7	Gifhorn, Nds.	5			5
8	Kandel, RhPf.	4			4
9	St.E.-Samenpl. Berkel	20			20
10	Verschiedene I*	6			6
11	Mitogorze (Polen)	8			8
12	Krotoszyn (Polen)	10			10
13	Tykocin (Polen)	6			6
14	Suwalki-Nord (Polen)	10			10
15	Suwalki-Süd (Polen)	10			10
16	Zytkjemy (Polen)	8			8
17	Alsfeld, Hess.		5		5
18	Ebrach, Ufr.		11		11
19	Rohrbrunn, Ufr.		6		6
20	Scheßlitz, Ofr.		10		10
21	Hienheimer Forst, Ndb.		7		7
22	Lüss, Nds.		5		5
23	Ostpark München		5		5
24	Johanniskreuz, RhPf.		5		5
25	Zell, RhPf.		5		5
26	Tr.E.-Samenpl. Berkel		19		19
27	Hajnowka (Polen)		12		12
28	Kornik (Polen)		10		10
29	Mezenin (Polen)		9		9
30	Mühlendorf, Ofr.	2		8	10
31	Kattenbühl, Nds.	3		14	17
32	Verschiedene II*			11	11
	Summe	137	109	33	279

Tab. 9: Herkünfte der Bäume bzw. Probenahmeorte für morphologische Untersuchungen (*:siehe Erklärung im Text).

Bei den Herkünften 1-5, 11-22 und 27-31 wurden jeweils in einem Eichenbestand zwischen 5 und 17 Bäume zufällig ausgewählt. Nummern 1-5 und 11-16 sind Stieleichen-, die Nummern 17-22 und 27-29 Traubeneichen-Bestände. Die ausgewählten

Bäume der Herkünfte "Mühlendorf" (Nr.30) und "Kattenbühl" (Nr.31) repräsentieren Mischbestände mit beiden Eichenarten und einem relativ hohen Anteil intermediärer Formen.

Die Stieleichen-Herkünfte "Badenweiler" (Nr. 6), "Gifhorn" (Nr.7) und "Kandel" (Nr. 8) sowie die Traubeneichen-Herkünfte "Johanniskreuz" (Nr. 24) und "Zell" (Nr. 25) wurden auf der Eichen-Provenienzversuchsfläche im FA Fürstenfeldbruck beern-
tet. Die Auswahl der Bäume erfolgte auch hier zufällig.

Auf der Stieleichen- und der Traubeneichen-Samenplantage der Nieders. Forstl. Versuchsanstalt in Berkel (FA Diekholzen) wurde der Großteil der vorhandenen Klone beerntet. Auf der Stieleichen-Samenplantage (Nr. 9) geschah dies bei Klonen der Herkünfte Barlohe, Bramwald, Eutin, Klosterforst Göttingen, Koberg, Lensahn, Neumünster, Reinfeld, Ritzerau und Wolfgang. Auf der Traubeneichen-Plantage (Nr.26) wurde Material von Klonen der Herkünfte Bramwald, Diekholzen, Hameln, Homfeld, Kattenbühl, Mariental, Marburg-Süd, Reinhausen, Ritzerau, Saarburg-West, Waldfischbach-Süd und Zell gesammelt.

Bei den Traubeneichen mit der Bezeichnung "Ostpark München" (Nr. 23) handelt es sich um gepflanzte Bäume, deren genaue Herkunft nicht bekannt ist.

Mit "Verschiedene" werden Eichen unterschiedlicher Herkunft bezeichnet. "Verschiedene I" (Nr. 10) sind Stieleichen, von denen zwei aus dem FA Ebrach und jeweils eine aus dem FA Dinkelsbühl, aus Ritzerau, aus dem Münchner Ostpark sowie aus Kornik (Polen) stammen.

"Verschiedene II" (Nr. 32) sind intermediäre Eichen, nach denen an verschiedenen Orten gezielt gesucht wurde, um möglichst viele Bäume unbekannter Artzugehörigkeit in die Untersuchungen einzubeziehen. Von den elf Bäumen wurden zehn an verschiedenen Stellen in Nordbayern und eine im Münchener Ostpark gefunden.

- = Stieleiche
 □ = Traubeneiche
 = östl. Verbreitungsgrenze der Traubeneiche



Abb. 7: Geographische Lage der neun für morphologische Untersuchungen beernteten Eichenbestände in Polen.

In Polen wurde an neun verschiedenen Orten Untersuchungsmaterial gewonnen. Abb. 7 zeigt die Lage dieser Orte sowie die östliche Verbreitungsgrenze der Traubeneiche in Polen (nach BORATYNSKA, 1979). Drei beerntete Stieleichenpopulationen (Suwalki-Nord, Nr. 14; Suwalki-Süd, Nr. 15; Zytckjemy, Nr. 16) liegen deutlich östlich dieser Linie in Gebieten, in denen die Traubeneiche nicht mehr vorkommt.

3.12 Probenahme

Beerntet wurden ausschließlich Bäume im mannbaren Alter. Zur Standardisierung der Probenahme wurden die Laubblätter nur von normal entwickelten Frühjahrstrieben mit weniger als zehn Zentimeter Länge gewonnen. Blätter von Johannistrieben und Wasserreisern blieben von der Probenahme ausgeschlossen, da sie oft atypisch ausgebildet sind.

Von jedem Baum wurden an verschiedenen Stellen im unteren Kronenbereich (bis 8 m Höhe) fünf Zweige abgeschnitten. Von jedem Zweig wurden zwei Blätter, somit insgesamt von jeder Eiche zehn Blätter geerntet und anschließend zwischen Zeitungspapier gepreßt bis zur Datenaufnahme gelagert.

3.13 Datenaufnahme

Den variationsstatistischen Auswertungen lagen neun Merkmale des Laubblattes sowie eines des Fruchtstandes zugrunde. Pro Baum wurden zehn Laubblätter bzw. zehn Fruchtstände untersucht.

3.131 Blattmerkmale

Pro Blatt wurden die Werte der folgenden neun Merkmalsvariablen erhoben:

1. Blattstiellänge (STL)
2. Spreitenlänge (SPL)
3. Blattbreite (BREI)
4. Blattform (BFO)
5. Buchtung (BUCH)
6. Spreitenbasis
7. Blattlappen
8. Buchtennerven
9. Büschelhaare

Zur Ermittlung dieser neun Blattmerkmale mußten pro Blatt 14 Einzeldaten erhoben werden. Sämtliche Längen- und Breitenmessungen erfolgten in Millimeter mit Hilfe eines Millimeterpapiers.

1. BLATTSTIELLÄNGE

Die Länge des Blattstiels (STL) wurde von der Stielbasis bis zur untersten Ansatzstelle der Blattspreite gemessen (Abb. 8).

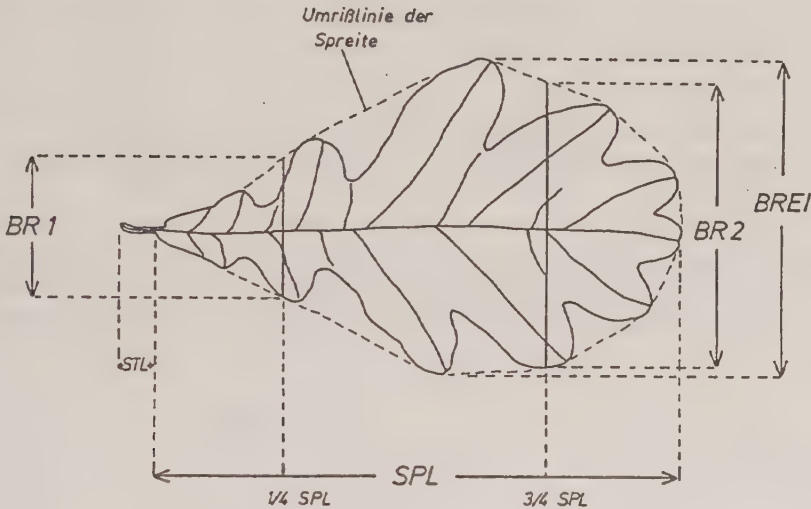


Abb. 8: Meßgrößen zur Ermittlung der Blattstiel­länge (STL), Spreitenlänge (SPL), Blattbreite (BREI) und -form.

2. SPREITENLÄNGE

Die "SPREITENLÄNGE" (SPL) ist definiert als die kürzeste Entfernung (ungeachtet von Blattkrümmungen) zwischen Blattspitze und der Stelle, an der der Blattstiel zur Mittelrippe wird (Abb. 8).

3. BLATTBREITE

Die "BLATTBREITE" (BREI) ist die maximale Breite des Blatt-spreitenumrisses senkrecht zur Mittelrippe (Abb. 8).

4. BLATTFORM

Die Variable "BLATTFORM" (BFO) charakterisiert die Umrißform der Blattspreite und wird ermittelt als

$$BFO = BR1 / BR2$$

mit

BR1 = Breite des Spreitenumrisses bei $1/4$ der Spreitenlänge

BR2 = Breite des Spreitenumrisses bei $3/4$ der Spreitenlänge
(Abb. 8).

Blätter mit exakt elliptischem Spreitenumriß haben den Wert 1, bei verkehrt eiförmigen Blättern ist der Quotient kleiner 1 (Abb. 9).

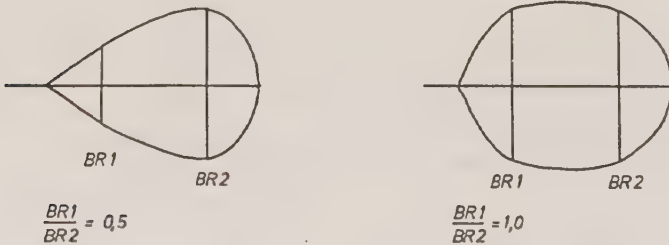


Abb. 9: Schematische Darstellung der Blattform eines elliptischen und eines verkehrt eiförmigen Blattes.

5. BUCHTUNG

Die Variable "BUCHTUNG" (BUCH) drückt die Tiefe der seitlichen Blattbuchtungen als Index nach der Formel

$$\text{BUCH} = \frac{1}{2} (\text{BRo} / \text{BUo} + \text{BRu} / \text{BUu})$$

aus, mit

BRo = größte Breite der oberen Blattlängshälfte

BRu = " " " unteren "

BUo = Breite der oberen Blattlängshälfte an der Buchtung unterhalb (d.h. in Richtung Blattstiel) der breitesten Stelle

BUu = Breite der unteren Blattlängshälfte an der Buchtung unterhalb der breitesten Stelle (Abb. 10).

Vorversuche hatten ergeben, daß der so ermittelte Wert die Buchtung eines Blattes relativ gut repräsentiert. Bei Blättern ohne Buchtung unterhalb der breitesten Stelle wurde die Buchtung oberhalb (d.h. in Richtung Blattspitze) der breitesten Stelle als Meßstelle herangezogen.

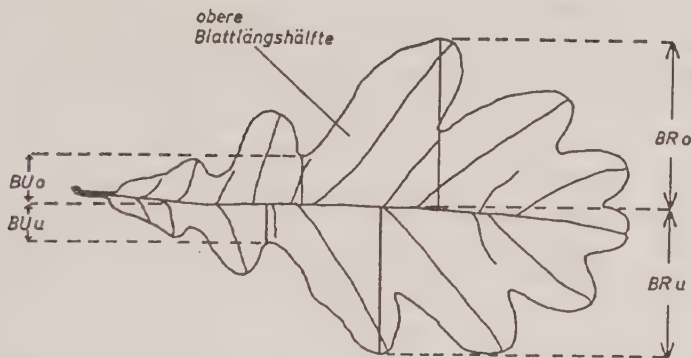


Abb. 10: Meßgrößen zur Ermittlung der Blattbuchtung.

In Abb. 12 sind Beispiele für alle fünf Werteausprägungen dargestellt.

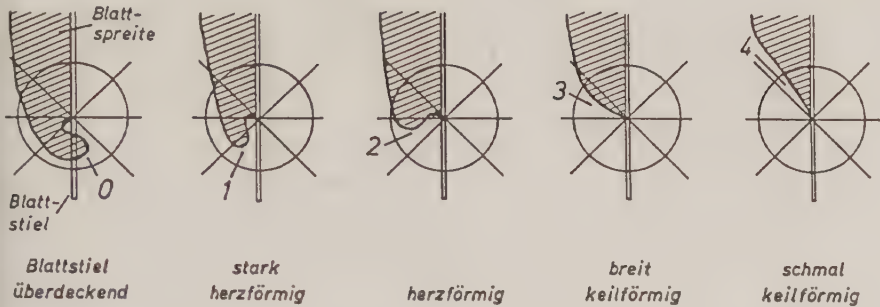


Abb. 12: Beispiele für verschieden bewertete Formen der Blattspreitenbasis.

Häufig unterscheiden sich die beiden Blattlängshälften in der Form ihrer Basis (Abb. 11). Deshalb wurde für jede Längshälfte der Formwert separat erhoben und aus beiden Werten das Mittel gebildet.

7. BLATTLAPPEN

Die Variable "BLATTLAPPEN" ist die mittlere Zahl seitlicher Blattlappen beider Längshälften, in deren Spitze ein Seitenerv erster Ordnung mündet (Primärlappen).

8. BUCHTENNERVEN

Buchtennerven sind Seitennerven erster Ordnung, die nicht in Blattlappen, sondern zu Buchten des Blattrandes führen (Abb. 13). Da Buchtennerven häufig enden, bevor sie den Blattrand erreichen, wurden sie nur gewertet, wenn sie länger waren als die Hälfte der Strecke zwischen Ursprung des Nerven an der Mittelrippe und angestrebter Blattbuchtung.

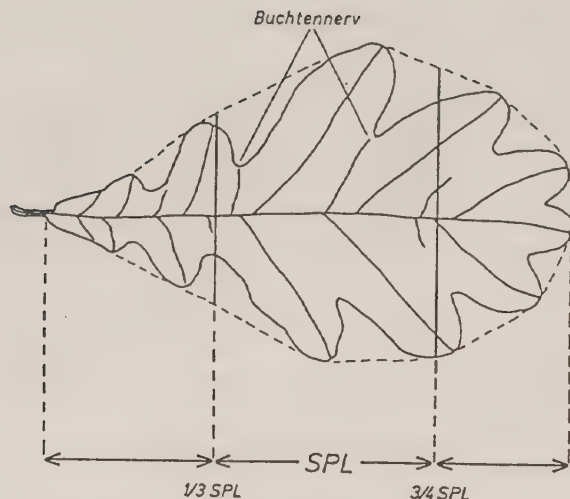


Abb. 13: Blatt mit Buchtennerven im Bereich zwischen $\frac{1}{3}$ und $\frac{3}{4}$ der Spreitenlänge (SPL).

Den Ergebnissen von Voruntersuchungen zufolge, lassen sich Stiel- und Traubeneichen vor allem anhand der Buchtennerven im mittleren Teil der Spreite gut unterscheiden. Deshalb wurden Buchtennerven im basalen Drittel sowie im terminalen Viertel der Blattspreite nicht berücksichtigt. Buchtennerven zählten zum mittleren Spreitenteil, wenn sie ganz oder zumindest mit ihrer Spitze in diesem Bereich lagen.

Das Vorkommen von Buchtennerven wurde mit 0 oder 1 bewertet, wobei 0 bedeutete, daß im mittleren Spreitenteil kein Buchtennerv vorhanden war und 1, daß im mittleren Spreitenteil mindestens ein Buchtennerv ausgebildet war. Für jeden Baum ergab sich somit bei zehn untersuchten Blättern ein Wert zwischen 0 und 1, entsprechend der rel. Häufigkeit von Blättern mit Buchtennerven (z.B. 0,8 = 8 von 10 Blättern mit Buchtennerven).

9. BÜSCHELHAARE

Büschelhaare (pili fasciculati) sind einander büschelig genäherte Trichome, die der Epidermis aufsitzen und sich mit ihren Fußenden berühren (SCHWARZ, 1936). Bei Traubeneichen und -falls vorhanden- auch bei Stieleichen finden sie sich stets auf der Blattunterseite. Die einzelnen Haare eines Büschels sind entweder der Epidermis flach sternförmig angedrückt oder unregelmäßig aufrecht abstehend. Der erstgenannte, in der Regel kleinere Typ von Büschelhaaren ist gleichmäßig über die Blattspreite verteilt. Der zweite, meist größere Typ findet sich dagegen hauptsächlich entlang der Mittelrippe sowie in den Winkeln zwischen Mittelrippe und Seitennerven und bildet oft einen dichten Haarfilz (sog. Achselbärte).

Das Vorkommen von Büschelhaaren auf der Blattunterseite wurde unter dem Binokular (10-30fache Vergr.) anhand einer dreiteiligen Skala mit

- 0 = keine Büschelhaare
- 1 = vereinzelt Büschelhaare
- 2 = reichlich Büschelhaare

bewertet.

Zur Unterscheidung galt, daß beim Wert 1 Haarbüschel auch entlang der Mittelrippe und in den Nervenwinkeln voneinander isoliert sind, d.h. die Haare benachbarter Büschel sind nicht miteinander verfilzt. Der Wert 2 bedeutet, daß die Büschelhaare einen dichten Haarfilz bilden, der nurmehr schwer einzelne Haarbüschel erkennen läßt (vgl. Abb. 19-21).

In Voruntersuchungen hatte sich herausgestellt, daß Büschelhaare an den Blättern eines Baumes entweder vorhanden sind oder völlig fehlen. Auch die Intensität ihres Auftretens erwies sich innerhalb eines Baums als weitgehend konstant. Deshalb genügte zur Ermittlung des Wertes dieser Merkmalsvariablen die Untersuchung eines Blattes.

3.132 Merkmalsvariable "FRUCHTSTAND"

Von jedem Fruchtstand wurde die Länge des Stiels bis zur Ansatzstelle der Cupula der ersten Frucht gemessen (Abb. 14). Falls die erste Frucht samt Cupula bereits vorzeitig abgefallen war, diente die Narbe der Verwachsungsstelle von Cupula und Stiel als Meßpunkt.

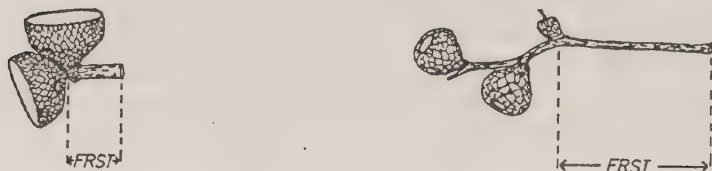


Abb. 14: Messung der Länge des Fruchtstandes (FRST) bis zur Ansatzstelle der ersten Frucht.

3.14 Datenauswertung

Allen statistischen Analysen lagen die arithmetischen Mittelwerte der zehn pro Baum ermittelten Einzelwerte zugrunde. Eine Ausnahme bildete lediglich die am Beispiel von sechs Bäumen vorgenommene Darstellung der intraindividuellen Variation. Da bei der Merkmalsvariablen "BÜSCHELHAARE" pro Baum nur ein Wert erhoben wurde, fand dieser unverändert Eingang in die statistischen Auswertungen.

3.141 Ziele der statistischen Analysen

Die statistischen Auswertungen lassen sich im wesentlichen in drei Schritte gliedern:

1. Mit Hilfe einer Clusteranalyse sollte überprüft werden, ob sich die 279 untersuchten Bäume tatsächlich in die drei Gruppen Stiel-, Trauben- und intermediäre Eiche gliedern lassen. Die Zusammensetzung der durch dieses Verfahren gebildeten Gruppen wurde zur Vorgabe für die folgenden Auswertungen, bei denen es primär um die Frage ging, wodurch sich diese Gruppen unterscheiden.
2. Mittels univariater Statistik (Varianzanalyse) sollte die Eignung der einzelnen Merkmalsvariablen zur Unterscheidung von Stiel-, Trauben- und intermediärer Eiche ermittelt werden.
3. Diskriminanzanalysen dienten dazu, mehrere Merkmale so zu einer einzigen Größe zu verdichten, daß die Unterschiedlichkeit zwischen Stiel- und Traubeneiche maximiert und dadurch ihre Trennung verbessert wird. Durch die entsprechende Klassifizierung wurde überprüft, ob auf diese Weise beide Arten eindeutig zu unterscheiden sind und welche Stellung die ausgeschiedenen intermediären Formen bezüglich Stiel- und Traubeneiche einnehmen.

3.142 Statistische Verfahren

3.1421 Clusteranalyse

Clusteranalysen sind Verfahren zur Bildung von Gruppen (=Cluster) in einer heterogenen, unorganisierten Grundgesamtheit von Elementen (BACKHAUS et al., 1987). Wesentliches Kriterium ist, daß zur Clusterbildung alle an den Elementen (z.B. Bäume) erhobenen Merkmale herangezogen werden können.

Die 279 untersuchten Eichen wurden mit den Daten der neun Blattmerkmale einer "Clusteranalyse für Fälle" (BMDP 2M; BOLLINGER et al., 1983) unterzogen. Die Variable "FRUCHTSTAND" blieb unberücksichtigt, da nicht von allen Bäumen die entsprechenden Werte vorlagen.

Als Distanzmaß wurde die sog. City-Block-Metrik verwendet, die als

$$d_{kl} = \sum_i |X_{ki} - X_{li}|$$

mit

d_{kl} : Distanz der Objekte k und l

X_{ki} , X_{li} : Wert der Variablen i bei Objekt k , l ($i=1,2,\dots,I$)

definiert ist. Die Wahl fiel auf dieses Maß, da es im Vergleich zur alternativ im Programm BMDP 2M angebotenen Euklidischen Distanz weniger empfindlich auf Ausreißer reagiert. Die Verknüpfung der Cluster erfolgte nach der Centroid-Methode.

Die Rohdaten aller Variablen wurden zur Berechnung des Distanzmaßes einer z-Transformation unterzogen, um die Vergleichbarkeit der auf unterschiedlichem Skalenniveau erhobenen Variablen zu gewährleisten.

3.1422 Univariante Vergleiche

Von Stiel-, Trauben- und intermediärer Eiche wurden für alle Merkmalsvariablen arithmetische Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichungen (s) und Variationskoeffizienten ($s/\bar{x}$) sowie Maximal- (x_{max}) und Minimal-Werte (x_{min}) ermittelt. Die Gruppenunterschiede wurden varianzanalytisch geprüft (einfaktorielle Varianzanalyse; BMDP 7D).

3.1423 Diskriminanzanalyse

Die Diskriminanzanalyse als Verfahren zur Analyse von Gruppenunterschieden ermöglicht, zwei oder mehrere Gruppen von Elementen (z.B. Bäume) simultan bezüglich mehrerer Merkmalsvariablen (=multivariat) zu vergleichen (BACKHAUS et al., 1987). Von den angebotenen Variablen werden jene ausgewählt, die die bestmögliche Trennung der Gruppen erlauben.

Ein zweites Anwendungsgebiet der Diskriminanzanalyse ist die Klassifizierung. Dabei wird zum einen überprüft, ob die Elemente bekannter Gruppenzugehörigkeit richtig gruppiert werden. Zum anderen können Elemente bislang unbekannter Identität bestehenden Gruppen zugeteilt werden.

Kernstück der Diskriminanzanalyse ist die Schätzung der Diskriminanzfunktion (Trennfunktion)

$$Y = b_0 + b_1 X_1 + b_2 X_2 + \dots + b_I X_I$$

mit

Y = Diskriminanzvariable

X_i = Merkmalsvariable ($i=1,2,\dots,I$)

b_i = Diskriminanzkoeffizient der Merkmalsvariable i

b_0 = Konstante.

Diese Funktion liefert für die konkreten Merkmalsausprägungen eines Elements den Diskriminanzwert.

Das relative Gewicht einer Merkmalsvariablen in der Diskriminanzfunktion ergibt sich aus dem Absolutbetrag ihres standardisierten Diskriminanzkoeffizienten

$$b_i^* = b_i s_i$$

mit

s_i = gepoolte Innergruppen-Standardabweichung der Merkmalsvariablen i .

Diese Standardisierung ist notwendig, um den Einfluß unterschiedlichen Skalenniveaus der Merkmalsvariablen auf die Diskriminanzkoeffizienten auszugleichen.

In der vorliegenden Arbeit wurde eine "Schrittweise Diskriminanzanalyse" (BMDP 7M) gerechnet. Bei diesem Verfahren wird Schritt für Schritt immer jene Variable in die Diskriminanzfunktion aufgenommen, die von den jeweils noch zur Verfügung stehenden den größten Beitrag zur Gruppentrennung leistet. Merkmale, die nicht zur Trennung beitragen oder deren Beitrag geringer ist als der vorgegebene Schwellenwert ($F\text{-to-enter}=4,0$) werden nicht in die Funktion aufgenommen. Die Klassifizierung erfolgt nach dem Distanzkonzept. Ein Element wird jener Gruppe zugeteilt, bei der die Distanz zwischen Element und Gruppenmittel am geringsten ist. Die Berechnung des Gruppenmittels geschieht unter Ausschluß des zu klassifizierenden Elements (Jackknife-Methode).

Im Unterschied zur Clusteranalyse, die Gruppen erzeugt, braucht die Diskriminanzanalyse vorgegebene Gruppen. Diese Vorgabe erfolgte gemäß den Ergebnissen der vorgeschalteten Clusteranalyse.

Folgende Fragen sollten mit Hilfe der Diskriminanzanalyse geklärt werden:

1. Können Stiel- und Traubeneichen durch eine Diskriminanzfunktion eindeutig getrennt werden?
2. Welche der erhobenen Merkmale tragen zur Trennung bei und mit welchem Gewicht?
3. Wie werden intermediäre Eichen klassifiziert?

Zur Beantwortung dieser Fragen wurden zwei Diskriminanzanalysen durchgeführt:

1. Trennung von Stiel- und Traubeneichen anhand von Blattmerkmalen.
2. Trennung von Stiel- und Traubeneichen anhand von Blattmerkmalen sowie der Merkmalsvariablen "FRUCHTSTAND".

3.2 Ergebnisse

3.21 Intraindividuelle Variation

Tab. 10 und 11 veranschaulichen am Beispiel von jeweils drei zufällig ausgewählten Stiel- bzw. Traubeneichen die intraindividuelle Variation von neun der zehn Merkmalsvariablen. Sie enthalten Mittelwerte, Standardabweichungen sowie Maximal- und Minimal-Werte von jeweils zehn Einzelwerten eines Individuums. Die Variable "BÜSCHELHAARE" fehlt, da hier pro Baum nur ein Wert erhoben wurde.

Variable	S T I E L E I C H E											
	Baum 1				Baum 2				Baum 3			
	$\bar{x}$	s	x_{max}	x_{min}	$\bar{x}$	s	x_{max}	x_{min}	$\bar{x}$	s	x_{max}	x_{min}
Blattstielänge	6,8	1,3	9,0	5,0	4,6	1,0	6,0	3,0	3,2	0,8	4,0	2,0
Spreitenlänge	78,8	14,1	101,0	60,0	77,6	8,9	86,0	60,0	71,7	10,5	85,0	56,0
Blattbreite	46,7	10,7	65,0	32,0	50,4	6,7	64,0	42,0	44,0	7,6	55,0	33,0
Blattform	0,8	0,1	1,0	0,7	0,7	0,1	0,9	0,5	0,6	0,1	0,7	0,5
Buchtung	3,0	0,6	3,6	1,9	4,1	1,6	7,0	2,6	2,6	0,4	3,4	2,0
Spreitenbasis	1,3	0,5	2,0	0,5	0,8	0,5	2,0	0,5	1,1	0,9	3,0	0,0
Blattlappen	4,6	0,7	5,5	3,5	5,3	0,4	6,0	5,0	5,6	0,7	6,5	4,5
Buchtennerven	1,0	0,0	1,0	1,0	1,0	0,0	1,0	1,0	1,0	0,0	1,0	1,0
Fruchtstand	34,0	7,2	46,0	19,0	30,4	6,9	37,0	19,0	25,1	7,4	36,0	15,0

Tab. 10: Intraindividuelle morphologische Variation am Beispiel von drei Stieleichen.

Variable	TRAUBENEICHE											
	Baum 1				Baum 2				Baum 3			
	$\bar{x}$	s	x_{max}	x_{min}	$\bar{x}$	s	x_{max}	x_{min}	$\bar{x}$	s	x_{max}	x_{min}
Blattstiellänge	11,8	1,6	14,0	9,0	19,3	3,2	25,0	16,0	20,3	4,9	27,0	9,0
Spreitenlänge	97,1	10,2	118,0	84,0	99,3	17,5	128,0	74,0	94,5	13,1	114,0	78,0
Blattbreite	63,2	7,1	74,0	51,0	63,0	10,9	78,0	46,0	51,4	12,7	73,0	34,0
Blattform	0,8	0,1	0,9	0,6	0,9	0,1	1,1	0,8	0,9	0,1	1,1	0,7
Buchtung	1,6	0,2	1,8	1,4	2,1	0,5	3,0	1,6	1,4	0,1	1,6	1,3
Spreitenbasis	2,4	0,2	2,5	2,0	3,0	0,3	3,5	2,5	3,0	0,2	3,5	2,5
Blattlappen	6,4	0,6	7,0	5,0	6,2	0,7	7,0	5,0	5,0	0,7	6,0	3,5
Buchtennerven	0,1	0,3	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	1,0	0,0
Fruchtstand	1,3	0,7	3,0	1,0	2,3	0,8	4,0	1,0	1,7	0,8	3,0	1,0

Tab. 11: Intraindividuelle morphologische Variation am Beispiel von drei Traubeneichen.

Mit Ausnahme der Variablen "BUCHTENNERVEN" streuen alle angegebenen Merkmale innerhalb eines Baumes stark. Dies führt dazu, daß sich die Einzelwerte einer Variablen bei zwei Bäumen trotz beträchtlichen Mittelwertunterschieden überschneiden können. Dies gilt nicht nur für Bäume der gleichen Art, sondern auch für Bäume verschiedener Arten. So unterscheiden sich die Mittelwerte der Blattstiellänge bei der Stieleiche 1 (Tab. 10) und der Traubeneiche 3 (Tab. 11) erheblich, dennoch kommen Blätter mit 9 mm langen Blattstielen bei beiden Arten vor. Der Wert der Variablen "SPREITENBASIS" ist bei Traubeneiche 3 mit 3,0 fast dreimal so hoch wie der bei Stieleiche 3 (1,1). Die Werte 3,0 und 2,5 kommen aber bei beiden Bäumen vor. Ähnliche Überschneidungen

sind auch bei den Merkmalen "BLATTFORM" (Stieleiche 3, Traubeneiche 3), "BUCHTUNG" (Stieleiche 2, Traubeneiche 2) und "BLATTLAPPEN" (Stieleiche 1, Traubeneiche 1) festzustellen.

Die Variable "BUCHTENNERVEN" erwies sich bei vielen Bäumen als Merkmal ohne Variation. Bei Stieleichen hatten oft alle, bei Traubeneichen mitunter keines der untersuchten Blätter eines Baumes Buchtennerven.

Es muß betont werden, daß die zehn Werte eines Baums nicht die gesamte individuelle Variabilität der Blätter eines Baumes repräsentieren, da es sich dabei um eine stratifizierte Stichprobe der Gesamtheit der Blätter eines Baumes handelt. So blieben Blätter von Trieben länger als 10 cm sowie die bekanntermaßen sehr variablen Blätter von Johannistrieben und Wasserreisern von der Probenahme ausgeschlossen (siehe 3.12).

3.22 Clusteranalytische Gruppierung

Die Ergebnisse der Gruppierung aller Eichen mit Hilfe der Clusteranalyse sind in der Abb. 15 in Dendrogrammform dargestellt. Die angegebenen Distanzwerte sind ein Maß für die relative Ähnlichkeit der verschiedenen Gruppen; sie sind innerhalb dieses Dendrogramms vergleichbar.

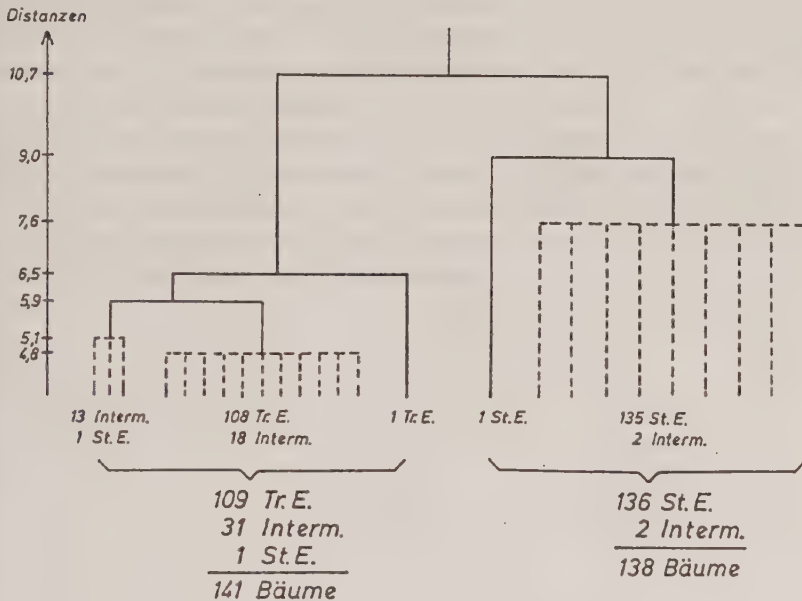


Abb. 15: Morphologische Untersuchungen: Ausschnitt des Dendrogramms der clusteranalytischen Gruppierung der untersuchten Bäume. Gestrichelte Linien deuten die weitere Gruppeneinteilung nur schematisch an.

Alle 279 Bäume werden auf zwei annähernd gleich große Hauptgruppen verteilt. Eine Gruppen enthält 138 Individuen, darunter 136 der insgesamt 137 a priori als Stieleichen bezeichneten Bäume sowie zwei Bäume, die a priori als intermediär bestimmt wurden. Eine Stieleiche steht innerhalb dieses Clusters isoliert von allen übrigen Bäumen (Distanz: 9,0). Der Grund hierfür dürfte die ungewöhnliche Blattform dieser Eiche (Herkunft: Echinger Lohe, Abb. 16) sein.

Alle 109 Traubeneichen finden sich zusammen mit 31 a priori als intermediär bezeichneten Bäumen und einer Stieleiche in der zweiten Hauptgruppe. Abgesehen von einem isoliert stehenden Baum zerfällt diese Gruppe in zwei unterschiedlich große Untergruppen (Distanz: 5,9). Die größere Untergruppe besteht aus 108 Traubeneichen und 18 intermediären Eichen. Traubeneichen und intermediäre Eichen sind hier bis auf die unterste Stufe der Clusterbildung miteinander vermischt. Die zweite, kleinere Untergruppen wird von 13 intermediären und einer a priori als Stieleiche bezeichneten Eiche gebildet.

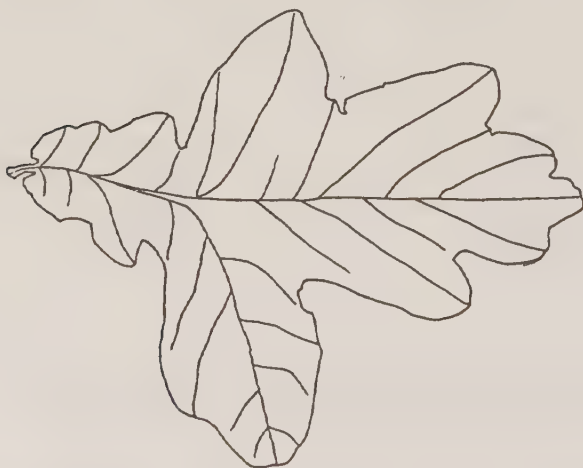


Abb. 16: Stieleiche aus der Echinger Lohe mit ungewöhnlicher Blattform (nat. Größe).

Die vor Beginn der Untersuchungen durchgeführten Bestimmungen von Stiel- und Traubeneichen werden durch die Ergebnisse der Clusteranalyse somit weitgehend bestätigt. Stiel- und Traubeneichen finden sich mit nur einer Ausnahme in zwei klar getrennten Gruppen. Die Ähnlichkeit zwischen diesen zwei Gruppen ist deutlich geringer (Distanz:10,7) als dies innerhalb der beiden Gruppen mit Stiel- bzw. Traubeneichen der Fall ist. Läßt man die beiden relativ isoliert stehenden Bäume außer Acht, so beginnt die Trennung der 135 Stieleichen bei einer Distanz von 7,6, die der 108 Traubeneichen erst bei einer Distanz von 4,8. Somit erweisen sich Stieleichen hinsichtlich der Blattmorphologie als variabler.

Die 33 intermediären Eichen erscheinen im Dendrogramm nicht als eigenständige, zwischen Stiel- und Traubeneiche vermittelnde Gruppe. Zwei dieser Bäume werden den Stieleichen zugeteilt, die übrigen finden sich bei den Traubeneichen. Nur innerhalb der aus 108 Traubeneichen, 31 intermediären und einer Stieleiche bestehenden Gruppe bilden 13 intermediäre Bäume zusammen mit einer Stieleiche einen eigenständigen Cluster, der von den Traubeneichen sowie den restlichen Zwischenformen abgesetzt ist.

	vor Cl.analyse	nach Cl.analyse
	N	N
Stieleiche	137	138
Traubeneiche	109	127
Intermediär	33	14

Summe	279	279

Tab. 12: Durch die Clusteranalyse veränderte Einteilung der untersuchten Eichen.

Diese Resultate führen zu einer veränderten Gruppierung der 279 untersuchten Bäume (Tab. 12). Stieleichen sind demnach 138 Bäume (136 a priori als Stieleichen sowie zwei a priori als intermediär bezeichnete), während 127 der Traubeneiche zugerechnet werden müssen (109 a priori als Traubeneiche bestimmte sowie 18 a priori als intermediär eingestufte). Als intermediär, wenn auch deutlich der Traubeneiche näher stehend, können nur noch 14 Eichen bezeichnet werden, zu denen eine ursprünglich als Stieleiche bestimmte und 13 ursprünglich als intermediär eingestufte Bäume zählen.

3.23 Univariater Vergleich

3.231 Vergleich von Stiel-, Trauben- und intermediärer Eiche

3.2311 Überblick

Tab. 13 vergleicht die Mittelwerte der zehn Merkmalsvariablen von Stiel-, Trauben- und intermediärer Eiche. Die Merkmale sind in der Reihenfolge abnehmender F-Werte des varianzanalytischen Vergleichs von Stiel- und Traubeneiche geordnet.

Variable	<u>St.E.</u>	<u>Interm.</u>	<u>Tr.E.</u>	<u>Vgl. St.E.-Tr.E.</u>	
	N=138	N=14	N=127	F-Wert	Signif.
Buchtennerven	0,93	0,43	0,15	2255	xxx
Büschelhaare	0,14	0,71	1,86	1254	xxx
Blattstiellänge	6,5	9,1	15,8	742	xxx
Fruchtstand	28,7	-	4,3	443	xxx
Spreitenbasis	1,8	3,5	3,0	334	xxx
Blattlappen	4,6	6,2	6,0	243	xxx
Blattform	0,69	0,66	0,84	180	xxx
Buchtung	2,36	1,77	1,74	157	xxx
Spreitenlänge	95,2	94,3	99,3	7	xx
Blattbreite	57,8	52,8	59,1	2	n.s.

Tab. 13: Mittelwerte der Merkmalsvariablen sowie F-Werte und Signifikanzen des varianzanalytischen Vergleichs von Stiel- und Traubeneiche
 (xx = gesichert mit 1% Irrtumswahrscheinlichkeit,
 xxx = " " 0,1% ")

Mit Ausnahme der "BLATTBREITE" sind die Mittelwerte aller Variablen bei Stiel- und Traubeneiche statistisch signifikant verschieden. Wie aus dem F-Wert ersichtlich, unterscheidet die Merkmalsvariable "BUCHTENNERVEN" beide Arten mit großem Abstand am besten. Dahinter liegen die Variablen "BÜSCHELHAARE", "BLATTSTIELLÄNGE" und "FRUCHTSTAND". Gering, wenn auch statistisch noch signifikant, ist der Unterschied zwischen Stiel- und Traubeneiche bezüglich der "SPREITENLÄNGE".

Die Mittelwerte intermediärer Eichen liegen bei vier von neun Blattmerkmalen zwischen denen von Stiel- und Traubeneiche. Zu diesen vier zählen die drei Merkmale mit der größten Unterscheidungskraft. Für die Variable "FRUCHTSTAND" fehlt bei intermediären Eichen der Mittelwert wegen zu geringen Stichprobenumfangs.

3.2312 Die einzelnen Merkmalsvariablen

Nachfolgend sind die Ergebnisse der univariaten Statistik der neun Merkmalsvariablen mit signifikantem Mittelwertsunterschied zwischen Stiel- und Traubeneiche dargestellt.

1. "BUCHTENNERVEN"

Abb. 17 stellt die Unterschiede zwischen Stiel-, Trauben- und intermediärer Eiche bezüglich der Merkmalsvariablen "BUCHTENNERVEN" dar. Blätter der Stieleiche haben zu 93%, die der Traubeneiche nur zu 15% Buchtennerven.

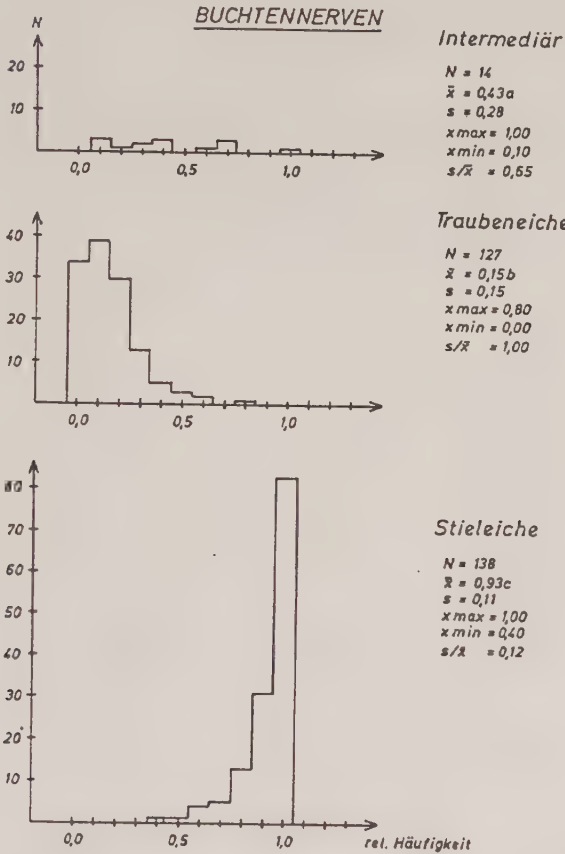


Abb. 17: Histogramm der Merkmalsvariablen "BUCHTENNERVEN" (durch verschiedene Kleinbuchstaben gekennzeichnete Mittelwerte unterscheiden sich signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%).

Dieses Merkmal variiert bei Stieleichen bemerkenswert wenig. 83 von 138 Stieleichen (=60%) haben Buchtennerven an jeweils allen untersuchten Blättern. Diese hohe Stetigkeit ist mit der Grund dafür, daß dieses Merkmal Stiel- und Traubeneiche am besten trennt. Dennoch überschneiden sich die Werte beider Arten, so daß allein mit Hilfe dieses Bestimmungskriteriums keine sichere Unterscheidung von Stiel- und Traubeneiche gewährleistet ist. 35 von 265 Eichen (=13%) liegen im gemeinsamen Wertebereich beider Baumarten.

Der Mittelwert intermediärer Eichen liegt mit 0,43 zwischen denen von Stiel- und Traubeneiche, doch streuen die Einzelwerte über fast den gesamten Wertebereich beider Arten, ohne daß eine Häufung im Zwischenbereich erkennbar ist.

2. "BÜSCHELHAARE"

Fast 90% (124 von 138 Bäumen) der Stieleichen haben kahle Blätter, während bei 100% der Traubeneichen die Blätter zumindest vereinzelt behaart sind (Abb. 18). Läßt man intermediäre Eichen außer Acht, so kann aus dem Fehlen von Büschelhaaren mit Sicherheit auf Stieleiche geschlossen werden (Abb. 19). Umgekehrt erlaubt das Vorkommen von Büschelhaaren (Abb. 20, 21) keinen sicheren Rückschluß auf die Art, da zwar alle Traubeneichen, aber auch rund 10% der Stieleichen behaart sind.

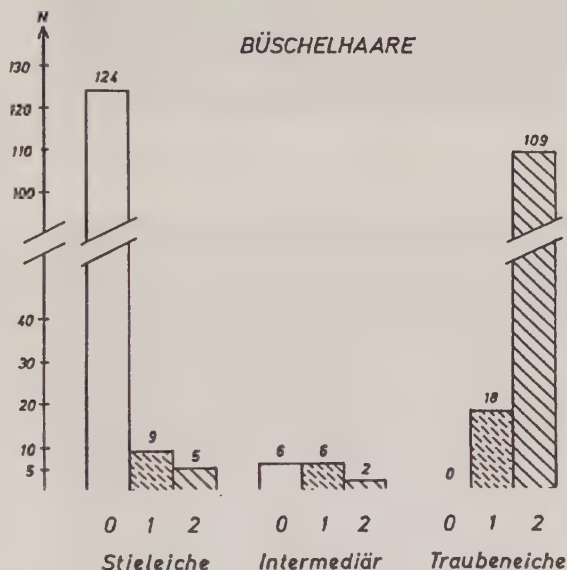


Abb. 18: Histogramm der Merkmalsvariablen "BÜSCHELHAARE" (0=kahl, 1=vereinzelt Büschelhaare, 2=reichlich Büschelhaare).

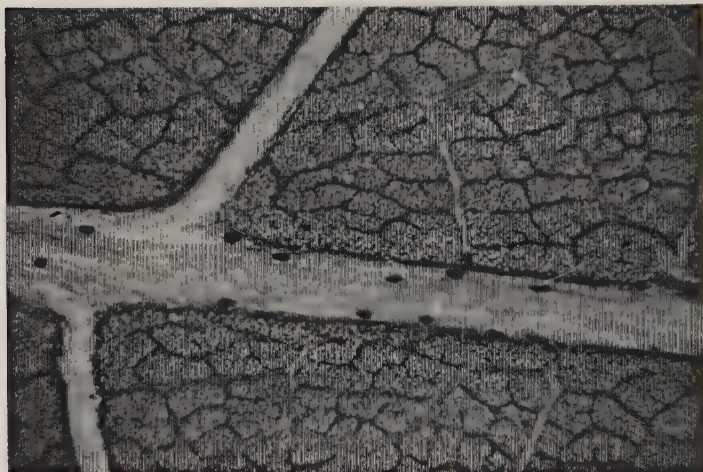


Abb. 19: Unterseite eines Stieleichenblattes: Nervenwinkel ohne Bündelhaare (30fache Vergr.).

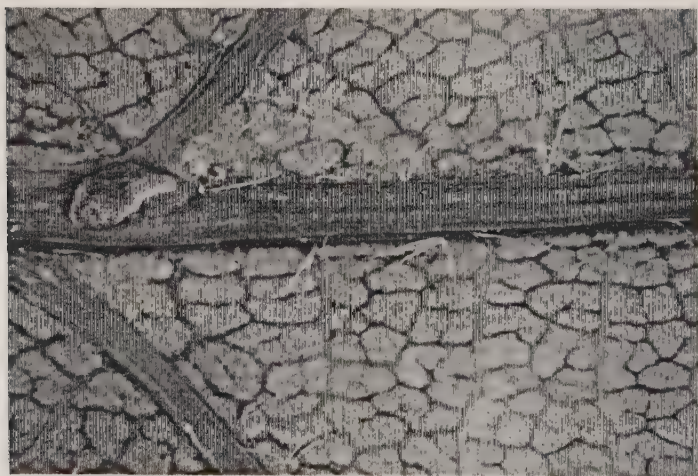


Abb. 20: Unterseite eines Eichenblattes mit vereinzelt Bündelhaaren (30fache Vergr.).



Abb. 21: Unterseite eines Traubeneichenblattes: Nervenzwinkel reichlich mit Büschelhaaren (30fache Vergr.).

Zwei Beobachtungen lassen es als unwahrscheinlich erscheinen, daß Büschelhaare bei Stieleichen stets die Folge der Introgression durch die Traubeneiche sind. Zum einen sind die in dieser Untersuchung festgestellten Stieleichen mit Büschelhaaren durchwegs typische Vertreter dieser Art. Zum anderen wurde in jeder der drei polnischen Stieleichen-Populationen, die außerhalb der Verbreitung der Traubeneiche liegen, behaarte Stieleichen festgestellt.

Sechs der 14 intermediären Eichen sind bezüglich dieses Merkmals intermediär, d.h. haben vereinzelt Büschelhaare. Weitere sechs Bäume sind kahl, während zwei reichlich behaart sind.

3. "BLATTSTIELLÄNGE"

Traubeneichen haben im Mittel einen mehr als doppelt so langen Blattstiel wie Stieleichen (Abb. 22). Aufgrund der großen intraspezifischen Variation liegen im Überschnei-

dungsbereich der Verteilungen beider Baumarten zwischen 7 mm und 12 mm 30% aller Bäume. Hieraus wird ersichtlich, daß dieses Merkmal zur Trennung beider Arten weniger gut geeignet ist als das Merkmal "BUCHTENNERVEN".

Der Mittelwert sowie neun der 14 Einzelwerte intermediärer Eichen liegen im Überlappungsbereich beider Arten.

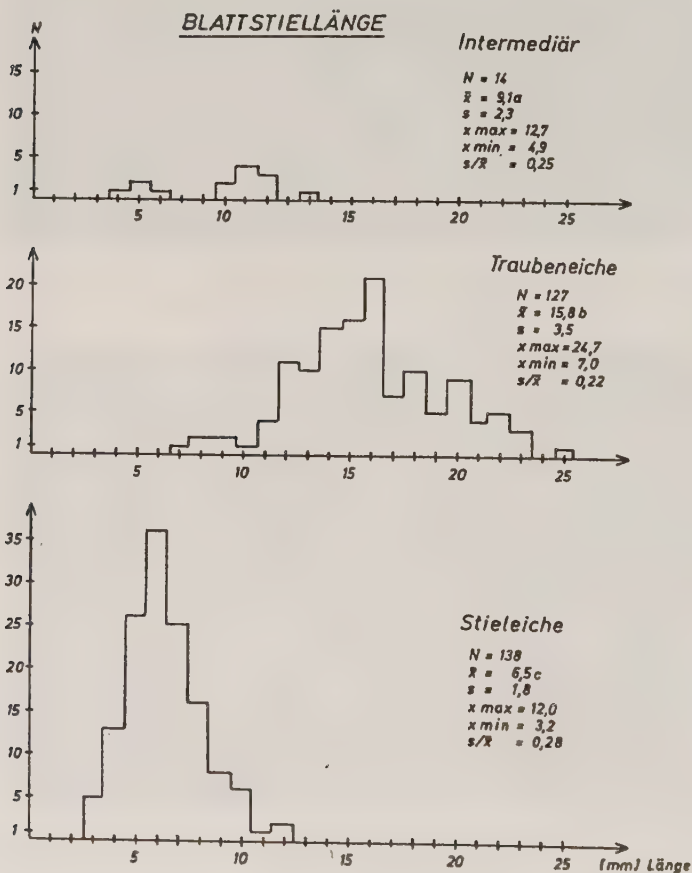


Abb. 22: Histogramm der Merkmalsvariablen "BLATTSTIELLÄNGE" (durch verschiedene Kleinbuchstaben gekennzeichnete Mittelwerte unterscheiden sich signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%)

4. "FRUCHTSTAND"

Der Mittelwertunterschied dieses Merkmals (Abb. 23) ist zwischen Stiel- und Traubeneiche deutlich größer als bei der Länge des Blattstiels. Trotzdem weist die Varianzanalyse (Tab. 12) der Variablen "FRUCHTSTAND" zur Unterscheidung beider Arten geringere Bedeutung zu. Grund dafür ist die hohe intraspezifische Varianz dieses Merkmals. Die Variationskoeffizienten ($s/\bar{x}$) der Variablen "FRUCHTSTAND" sind erheblich höher als die der Variablen "BLATTSTIELLÄNGE".

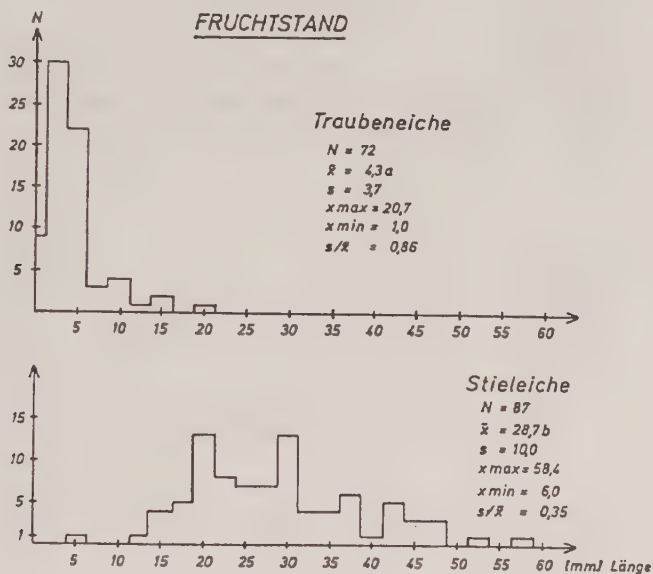


Abb. 23: Histogramm der Merkmalsvariablen "FRUCHTSTAND" (durch verschiedene Kleinbuchstaben gekennzeichnete Mittelwerte unterscheiden sich signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%).

Bedingt durch jeweils einen "Ausreißer" -eine Stieleiche mit 5 mm und eine Traubeneiche mit 21 mm langem Fruchtstands-
stiel- überschneiden sich die Werte von knapp 36% aller
Stiel- und Traubeneichen. Berücksichtigt man diese beiden
Bäume nicht, so liegen im Überschneidungsbereich zwischen 12
mm und 15 mm Länge nurmehr acht der insgesamt 159 Bäume
(=5%). Unter dieser Voraussetzung wäre der Anteil an Bäumen,
die im gemeinsamen Wertebereich beider Arten liegen geringer
als bei der Variablen "BUCHTENNERVEN". Anzumerken ist, daß
sowohl die einzelne Stieleiche mit extrem kurzen Frucht-
ständen als auch die einzelne Traubeneiche mit extrem langen
Fruchtständen hinsichtlich aller anderen Bestimmungsmerkmale
als typische Vertreter ihrer Art gelten können.

Die beiden intermediären Eichen mit Früchten liegen mit
Werten von 21 mm bzw. 23 mm außerhalb des Überschneidungsbe-
reichs beider Arten.

5. "SPREITENBASIS"

Im Durchschnitt haben Stieleichen eine deutlich herzförmige ($x=1,8$), Traubeneichen eine breit keilförmige ($x=3,0$) Basis der Blattspreite. Die Varianz der Stieleiche ist annähernd dreimal so groß wie die der Traubeneiche. Die Werte von knapp drei Viertel aller Stiel- bzw. Traubeneichen überschneiden sich (Abb. 24).

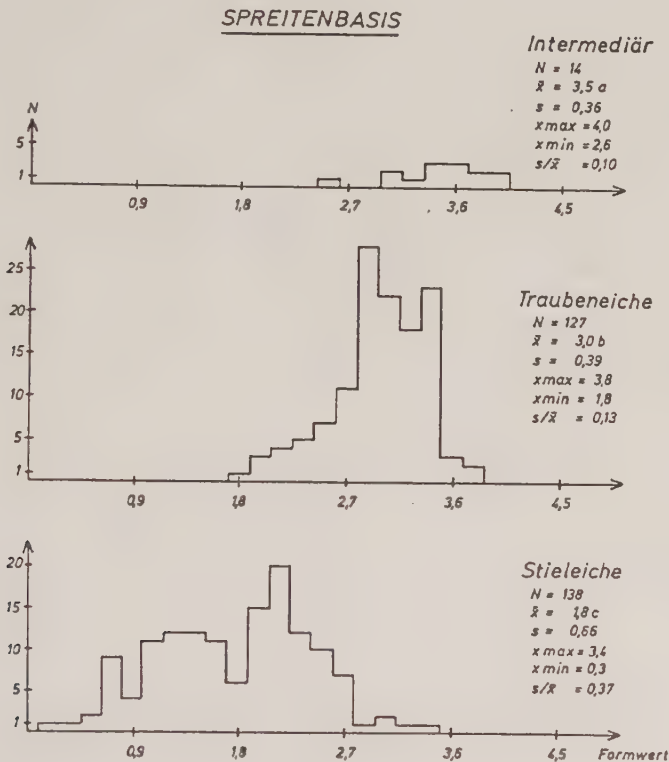


Abb. 24: Histogramm der Merkmalsvariablen "SPREITENBASIS" (durch verschiedene Kleinbuchstaben gekennzeichnete Mittelwerte unterscheiden sich signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%).

Intermediäre Eichen stehen bezüglich der Form ihrer Spreitenbasis nicht zwischen Stiel- und Traubeneiche. Ihr Mittelwert von 3,5 entspricht einer breit bis schmal keilförmigen Basis. Er liegt bei relativ geringer Streuung der Einzelwerte noch über dem der Traubeneiche.

6. "Blattlappen"

Die Blätter der Traubeneiche haben im Durchschnitt beidseitig einen bis zwei Blattlappen mehr als Blätter der Stieleiche (Abb. 25). Die Überschneidung der Werte ist allerdings groß. Lediglich 47 Stieleichen und 16 Traubeneichen (24% der Bäume beider Arten) liegen außerhalb des gemeinsamen Wertebereiches. Die Stieleiche erweist sich als die variablere Art. Mittelwert und Streuung der Einzelwerte intermediärer Eichen ähneln denen der Traubeneiche.

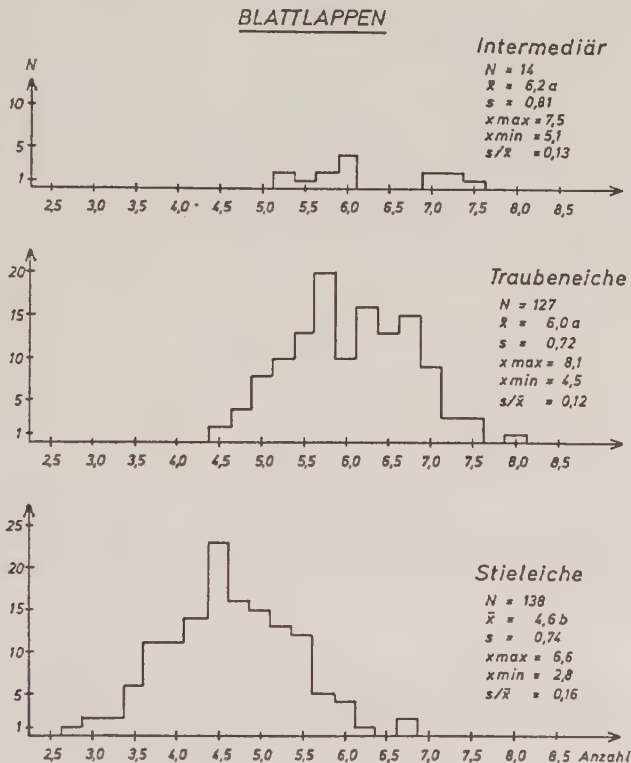


Abb. 25: Histogramm der Merkmalsvariablen "BLATTLAPPEN" (durch verschiedene Kleinbuchstaben gekennzeichnete Mittelwerte unterscheiden sich signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%).

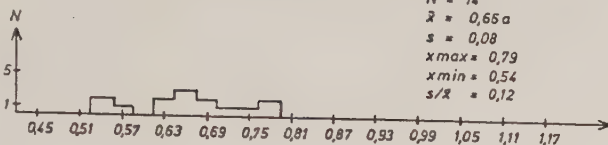
7. "Blattform"

Stiel- wie Traubeneiche haben im Umriß verkehrt eiförmige Blattspreiten. Dies ist bei der Stieleiche stärker ausgeprägt. Die Traubeneiche neigt bei insgesamt geringerer Variabilität stärker zur elliptischen Blattform (Abb. 26). Als "Ausreißer" weist eine Stieleiche einen Wert von 1,11 auf. Sie übertrifft damit sogar das Maximum der Traubeneiche. Es handelt sich hier um die bereits erwähnte, im Dendrogramm der Clusteranalyse von den übrigen Bäumen ihrer Art isolierte Stieleiche (vgl. Abb.15 und 16). Selbst wenn man diesen Baum nicht berücksichtigt, überschneiden sich die Werte von 81% aller Stiel- und Traubeneichen.

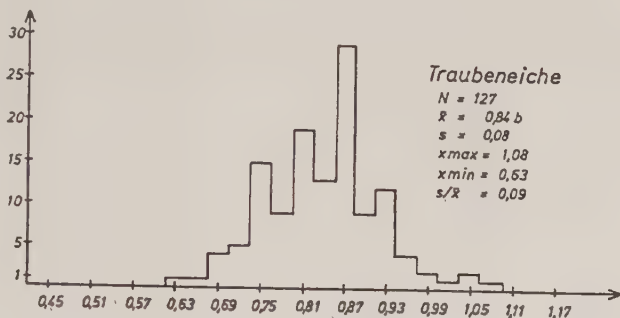
Interessant ist, daß intermediäre Eichen in der Blattform weitgehend den Stieleichen entsprechen, während bei der Merkmalsvariablen "BLATTLAPPEN" große Ähnlichkeit zwischen intermediären Eichen und Traubeneichen besteht.

BLATTFORM*Intermediär*

$N = 14$
 $\bar{x} = 0,65a$
 $s = 0,08$
 $x_{max} = 0,79$
 $x_{min} = 0,54$
 $s/\bar{x} = 0,12$

*Traubeneiche*

$N = 127$
 $\bar{x} = 0,84b$
 $s = 0,08$
 $x_{max} = 1,08$
 $x_{min} = 0,63$
 $s/\bar{x} = 0,09$

*Stieleiche*

$N = 138$
 $\bar{x} = 0,69a$
 $s = 0,10$
 $x_{max} = 1,12$
 $x_{min} = 0,45$
 $s/\bar{x} = 0,14$

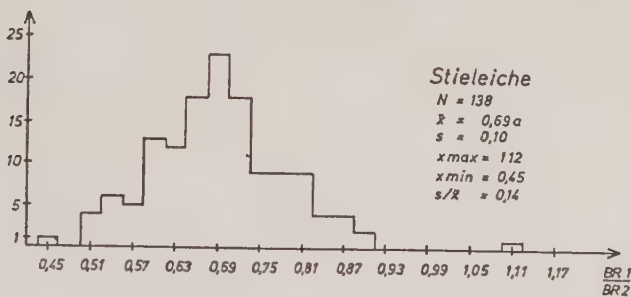


Abb. 26: Histogramm der Merkmalsvariablen "BLATTFORM" (durch verschiedene Kleinbuchstaben gekennzeichnete Mittelwerte unterscheiden sich signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%).

8. "BUCHTUNG"

Stieleichen sind im Durchschnitt tiefer gebuchtet als Traubeneichen (Abb. 27). Auffallend ist, daß die Streuung der Indexwerte für die Buchtung bei Stieleiche etwa doppelt so hoch ist wie bei Traubeneiche und so fast deren gesamten Wertebereich mit erfaßt. Nur 6 Werte von Traubeneichen liegen unter dem Minimum der Stieleiche, während 60 Stieleichen-Werte über dem Maximum der Traubeneiche liegen. Damit überschneiden sich die Werte von 75% aller Stiel- und Traubeneichen. Ihrem Mittelwert und ihrer Einzelwert-Streuung nach ähneln intermediäre Eichen mehr der Traubeneiche als der Stieleiche.

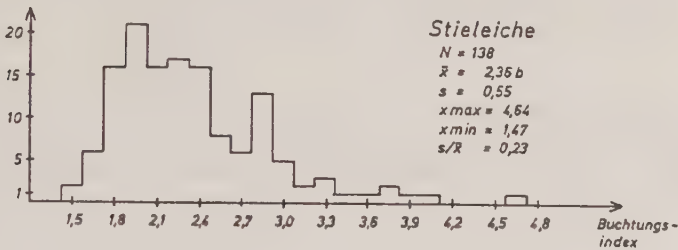
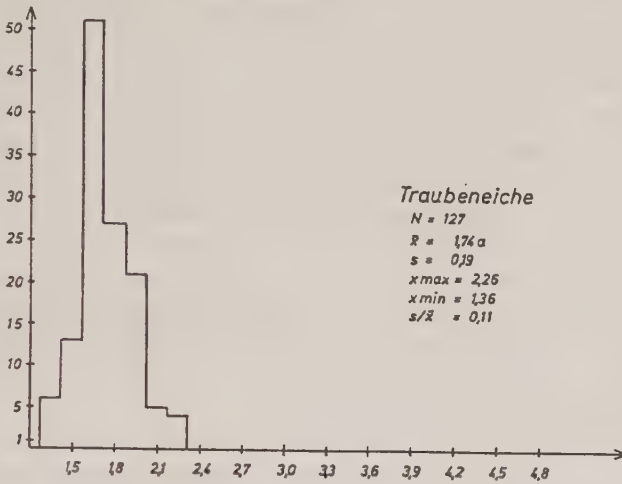
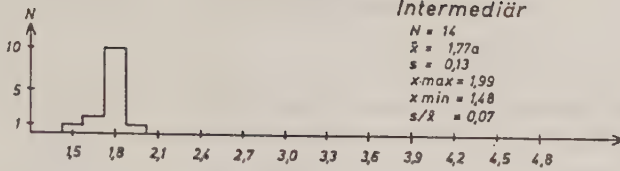
BUCHTUNG

Abb. 27: Histogramm der Merkmalsvariablen "BUCHTUNG" (durch verschiedene Kleinbuchstaben gekennzeichnete Mittelwerte unterscheiden sich signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%).

9. "SPREITENLÄNGE"

Die Blattspreiten der Traubeneiche sind verglichen mit denen der Stieleiche geringfügig, jedoch statistisch signifikant länger (Abb. 28). Taxonomisch gesehen erscheint dieser Unterschied unerheblich, da sich 98% der Werte beider Baumarten überschneiden.

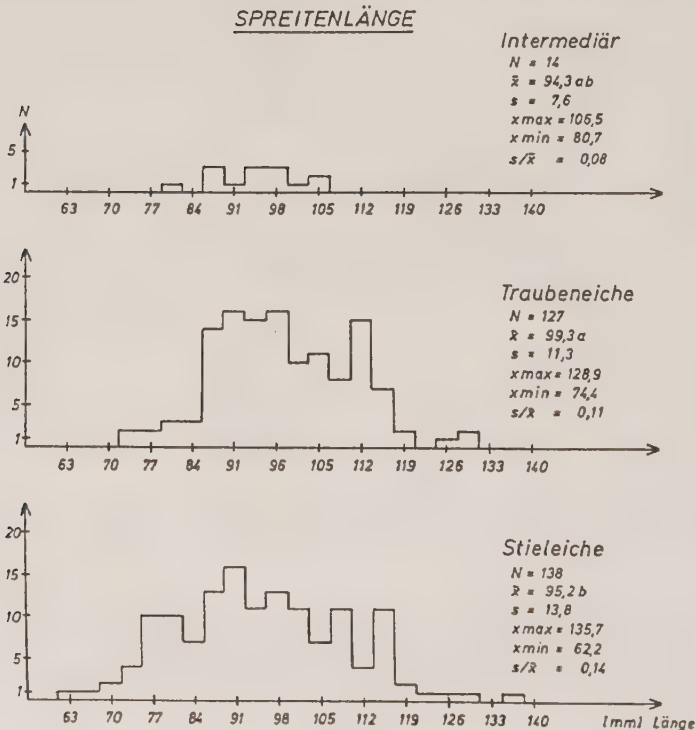


Abb. 28: Histogramm der Merkmalsvariablen "SPREITENLÄNGE" (durch verschiedene Kleinbuchstaben gekennzeichnete Mittelwerte unterscheiden sich signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%).

3.2313 Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

1. Bei 9 von 10 Merkmalsvariablen unterscheiden sich die Mittelwerte von Stiel- und Traubeneiche statistisch signifikant. Aufgrund der großen intraspezifischen Variation sind aber Stiel- und Traubeneiche mit keinem Merkmal sicher (Überschneidungsfrei) zu trennen. Am besten zur Unterscheidung geeignet ist das Merkmal "BUCHTENNERVEN", gefolgt von der Variablen "BÜSCHELHAARE". Die Merkmale "BLATTSTIELLÄNGE", "FRUCHTSTAND", "SPREITENBASIS", "BLATTLAPPEN", "BLATTFORM" und "BUCHTUNG" eignen sich demgegenüber weniger gut zur Trennung. Taxonomisch kaum bzw. nicht verwertbar sind die Merkmale "SPREITENLÄNGE" und "BLATTBREITE".

2. Stieleichen haben die variableren Blätter. Mit Ausnahme des Merkmals "BUCHTENNERVEN" sind alle ermittelten Variationskoeffizienten bei Stieleiche höher als bei Traubeneiche.

3. Da die Werte keiner Merkmalsvariablen bei Stiel- und Traubeneiche überschneidungsfrei verteilt sind, lassen sich intermediäre Merkmalsausprägungen stets zumindest einer der beiden Species zuordnen.

4. Die 14 intermediären Eichen lassen bei den Merkmalen "BUCHTENNERVEN", "BÜSCHELHAARE" und "BLATTSTIELLÄNGE" intermediäres Verhalten erkennen. Bei den Variablen "BLATTLAPPEN" und "BUCHTUNG" unterscheiden sie sich nicht von Traubeneichen, beim Merkmal "BLATTFORM" nicht von Stieleichen. Ein Sonderfall ist das Merkmal "SPREITENBASIS", bei dem der Mittelwert intermediärer Eichen signifikant über den Mittelwerten beider Arten liegt.

3.232 Unterschiede zwischen Stieleichen inner- und außerhalb des Traubeneichen-Areals

Mittels Varianzanalyse erfolgte ein Vergleich zwischen den mit der Traubeneiche sympatrisch verbreiteten Stieleichen und jenen Stieleichen, die aus Gebieten außerhalb der Traubeneichen-Verbreitung (NO-Polen; vgl. Abb. 7) stammen.

	S T I E L E I C H E N			
	innerhalb		außerhalb	
	N=110		N=28	
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
Buchtennerven	0,93a	0,11	0,93a	0,11
Büschelhaare	0,12a	0,42	0,14a	0,45
Blattstiellänge	6,4 a	1,8	6,6 a	1,7
Fruchtstand	27,6 a ¹	9,0	34,7 a ²	12,8
Spreitenbasis	1,7 a	0,7	2,1 b	0,5
Blattlappen	4,5 a	0,7	5,0 b	0,6
Blattform	0,70a	0,10	0,63b	0,07
Buchtung	2,38a	0,58	2,25a	0,43
Spreitenlänge	92,9 a	13,4	104,7 b	11,3
Blattbreite	57,3 a	8,9	59,4 a	7,6

Tab. 14: Vergleich zwischen Stieleichen innerhalb und außerhalb des Traubeneichen-Areals (¹:N=73; ²:N=14). Durch gleiche Kleinbuchstaben gekennzeichnete Mittelwerte sind statistisch gesehen gleich (5% Irrtumswahrscheinlichkeit).

Aus Tab. 14 geht hervor, daß sich die Mittelwerte bei 4 der 10 Variablen statistisch signifikant unterscheiden. Zu diesen zählt das taxonomisch wenig bedeutsame Merkmal "SPREITEN-LÄNGE". Bei den Variablen "SPREITENBASIS" und "BLATTLAPPEN" haben Stieleichen aus NO-Polen signifikant höhere, somit denen der Traubeneiche ähnlichere Mittelwerte (vgl. Abb. 24, 25). Lediglich die Variable "BLATTFORM" weist für die osteuropäische Stieleiche einen signifikant niedrigeren Wert auf, der den Unterschied zwischen Stiel- und Traubeneiche vergrößert.

Bei der Mehrzahl der Merkmalsvariablen ist die Standardabweichung der Stieleichen innerhalb des Traubeneichen-Areals etwas größer als die der Stieleichen NO-Polens. Dies war zu erwarten, da letzteres Kollektiv die deutlich kleinere Stichprobe ist, die zudem herkunftsmäßig einen wesentlich geringeren Teil des Stieleichen-Areals repräsentiert.

3.24 Diskriminanzanalysen

3.241 Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen

Zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen wurde eine Diskriminanzanalyse durchgeführt. Die Schätzung der Diskriminanzfunktion erfolgte dabei ohne intermediäre Eichen. Einbezogen wurden alle Blattmerkmale mit Ausnahme der zur Arttrennung unerheblichen Variablen "BLATTBREITE".

Merkmalsvariablen, Parameter und Güte der Diskriminanzfunktion

In Tab. 15 sind die 7 Merkmalsvariablen der Diskriminanzfunktion zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche zusammen mit ihren Koeffizienten in der Reihenfolge ihrer schrittweisen Auswahl angegeben. Zu jedem Schritt ist Wilks' Lambda angegeben, aus dem hervorgeht, wie gut die Funktion nach jedem Schritt die beiden Eichenarten trennt. Je näher dieser Wert bei 0 liegt, desto besser ist die Gruppentrennung.

Die Trennschärfe der Funktion ist bereits nach dem ersten Schritt, d.h. nur mit dem Merkmal "BUCHTENNERVEN" sehr hoch (Wilks' Lambda = 0,1). Mit den ersten drei Variablen werden Stiel- und Traubeneiche so gut getrennt, daß zusätzlich berücksichtigte Variablen die bereits erfolgte Trennung nurmehr geringfügig verbessern.

Die ermittelte Diskriminanzfunktion hat mit 21,3 einen hohen Eigenwert. Dies bedeutet, daß etwa 95% der Gesamtstreuung der Diskriminanzwerte aller Bäume beider Arten durch die Funktion mit dem Unterschied zwischen den Arten erklärt wird (kanonische Korrelation = 0,977).

Variable	Schritt	Disk.koeff. (unstand.)	Wilks'L
Buchtennerven	1	4,57	0,103
Büschelhaare	2	-1,15	0,069
Blattstiellänge	3	-0,88	0,056
Spreitenbasis	4	-0,20	0,053
Blattform	5	-5,10	0,048
Blattlappen	6	-0,42	0,046
Spreitenlänge	7	0.01	0,045

Konstante		7,66	

Tab. 15: Merkmalsvariablen und Parameter (Koeffizienten, Konstante) der Diskriminanzfunktion zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen in der Reihenfolge ihrer Auswahl sowie Wilks' Lambda.

Das relative Gewicht der Merkmalsvariablen in der Diskriminanzfunktion entspricht der Höhe der Absolutbeträge ihrer standardisierten Diskriminanzkoeffizienten (Tab.16).

Variable	Disk.koeff. (stand.)	Rangfolge
Buchtennerven	0,60	1
Spreitenbasis	0,47	2
Blattform	0,46	3
Büschelhaare	0,46	4
Blattstiellänge	0,35	5
Blattlappen	0,31	6
Spreitenlänge	0,15	7

Tab. 16: Diskriminanzfunktion zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen: Absolutbeträge der standardisierten Koeffizienten.

Wie bereits im univariaten Ansatz, so hat auch in der Diskriminanzfunktion die Variable "BUCHTENNERVEN" die größte Bedeutung bei der Trennung beider Arten. Dahinter folgen mit untereinander jeweils annähernd gleichem Gewicht die Merkmale "SPREITENBASIS", "BLATTFORM" und "BÜSCHELHAARE". Die geringste Trennkraft kommt der "SPREITENLÄNGE" zu.

Es fällt auf, daß die univariate Bedeutung der Merkmalsvariablen zur Unterscheidung von Stiel- und Traubeneiche (vgl. 3.2311) und die relative Bedeutung der Variablen in der Diskriminanzfunktion zum Teil deutlich voneinander abweichen. So erhalten in der Funktion die Variablen "SPREITENBASIS" und "BLATTFORM" das gleiche Gewicht wie die Variable "BÜSCHELHAARE", obgleich sie univariat deutlich schlechter Stiel- und Traubeneiche differenzieren. Die Variable "BUCHTUNG" fehlt in der Diskriminanzfunktion völlig; diese enthält aber die univariat schlechter trennende Variable "SPREITENLÄNGE".

Diese Abweichungen sind in der Methodik der Diskriminanzanalyse begründet. Zu Beginn der Analyse wird die am besten trennende Variable ausgewählt und in die Funktion aufgenommen. Diese ist in jedem Fall auch univariat die am besten trennende. Bei den folgenden Schritten wird dann immer jene Variable in die Funktion eingebaut, die die bereits vollzogene Gruppentrennung am stärksten verbessert. Diese muß nicht in jedem Fall identisch sein mit der Variablen, die von den noch zur Auswahl stehenden univariat betrachtet die Gruppen am besten trennt.

Klassifizierung

Mit Hilfe der Diskriminanzfunktion werden alle Stiel- und Traubeneichen richtig klassifiziert (Tab. 17). 4 der 14 Bäume unbekannter Artzugehörigkeit werden als Stieleichen, 10 als Traubeneichen klassifiziert. Hierbei muß berücksichtigt werden, daß diese intermediären Eichen entweder als Stiel- oder als Traubeneichen klassifiziert werden müssen, da die Diskriminanzanalyse zur Trennung dieser beiden Gruppen durchgeführt wurde und somit nur diese als Zielgruppen der Klassifizierung zur Verfügung standen.

Gruppe	Richtig klassif.	Zahl der Bäume klassifiziert als	
		<u>Stieleiche</u>	<u>Traubeneiche</u>
Stieleiche	100%	138	0
Traubeneiche	100%	0	127
Intermediär	-	4	10

Tab 17: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen.

Das Histogramm der Diskriminanzwerte aller Bäume verdeutlicht dieses Ergebnis (Abb. 29). Die Diskriminanzwerte von Stiel- und Traubeneichen bilden zwei völlig getrennte, annähernd normal verteilte Kollektive. Der Mittelwert für Stieleiche beträgt 4,41, der für Traubeneiche -4,80. Im Unterschied zu allen isoliert betrachteten Merkmalsvariablen ist es somit möglich, mit Hilfe der Diskriminanzwerte die Bäume beider Eichenarten eindeutig, d.h. ohne Überschneidung, zu trennen.

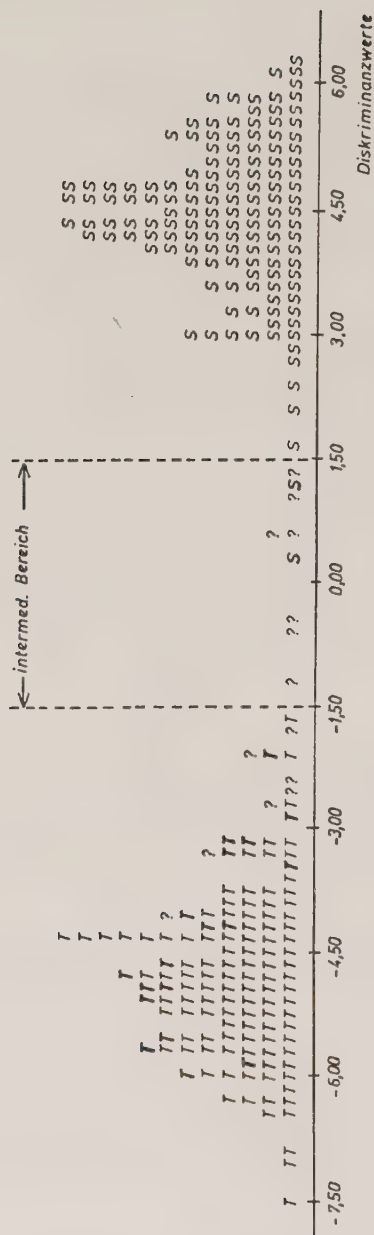


Abb. 29: Diskriminanzanalyse zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen: Histogramm der Diskriminanzwerte (S=Stieleiche, T=Traubeneiche, ?=intermediäre Eiche; Fettdruck: Stiel- bzw. Traubeneichen, die a priori als intermediär galten).

Mit $-1,25$ liegt das Gruppenmittel intermediärer Eichen zwar zwischen denen beider Eichenarten, jedoch deutlich zur Traubeneiche hin verschoben. Dies bestätigt die größere Ähnlichkeit zwischen der Gruppe intermediärer Eichen und der Gruppe der Traubeneichen, wie sie bereits mittels Clusteranalyse festgestellt worden ist.

Ebenso bestätigt wird die aus der Clusteranalyse gewonnene Erkenntnis, wonach 18 der a priori intermediär bezeichneten Bäume Traubeneichen sind (vgl. 3.22). Alle 18 Bäume (kenntlich am fett gedrucktem T) finden sich innerhalb der Verteilung der Traubeneiche, wobei 6 dieser Eichen am rechten Rand der Verteilung eine Tendenz zu intermediärem Verhalten erkennen lassen.

Nicht übereinstimmend mit der Gruppenzugehörigkeit im Dendrogramm der Clusteranalyse sind die Diskriminanzwerte der zwei Stieleichen, die a priori als intermediär galten (kenntlich am fett gedrucktem S). Mit Werten von $0,32$ bzw. $1,13$ liegen beide Bäume dem Nullpunkt der Diskriminanzachse nahe und zudem außerhalb der Verteilung der Stieleiche. Dies begründet die Vermutung, daß es sich bei beiden Eichen eher um stieleichennahe intermediäre Formen als um reine Stieleichen handelt.

Läßt man diese beiden Bäume unberücksichtigt, so liegen zwischen den Diskriminanzwerten $-1,50$ und $1,50$ keine Stiel- bzw. Traubeneichen. Es erscheint deshalb gerechtfertigt, diesen Bereich als intermediär zu definieren.

Sieben der 14 Eichen unbekannter Artzugehörigkeit fallen in diesen Bereich, 6 liegen ihm nahe, jedoch schon innerhalb der Verteilung der Traubeneiche, während ein Baum (Diskriminanzwert: $-4,01$) annähernd im Zentrum dieser Verteilung liegt. Im Unterschied zu den Ergebnissen der Clusteranalyse muß zumindest diese Eiche aufgrund ihres Diskriminanzwertes als Traubeneiche bezeichnet werden. Den sieben Eichen mit intermediären Diskriminanzwerten wird sowohl durch die

Clusteranalyse wie durch die Diskriminanzanalyse intermediärer Status bestätigt, was den Schluß zuläßt, daß es sich bei diesen Bäumen tatsächlich um Hybriden handelt. Fraglich bleibt dagegen der taxonomische Status der 6 intermediären Eichen am Rand der Traubeneichen-Verteilung. Bemerkenswert ist, daß keine intermediäre Eiche innerhalb der Verteilung der Stieleiche zu finden ist.

3.242 Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen und der Variablen "FRUCHTSTAND"

Zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen sowie der Merkmalsvariablen "FRUCHTSTAND" wurde eine Diskriminanzfunktion ermittelt, zu deren Schätzung 87 Stiel- und 72 Traubeneichen herangezogen werden konnten. Nachfolgend sind die wichtigsten Resultate im Vergleich zu denen der vorangegangenen Analyse dargestellt. Einschränkend muß darauf hingewiesen werden, daß dieser Vergleich nur bedingt zulässig ist, da die zu trennenden Gruppen in beiden Analysen nicht identisch sind.

Merkmalsvariablen, Parameter und Güte der Diskriminanzfunktion

Die Diskriminanzfunktion unter Einschluß der Variablen "FRUCHTSTAND" (Tab. 18) trennt beide Arten nur geringfügig besser als die Funktion ausschließlich mit Blattmerkmalen. Der Eigenwert der Funktion beträgt 26,3, d.h. der Anteil erklärter Streuung an der Gesamtstreuung erhöht sich um einen Prozentpunkt auf 96%. Die kanonische Korrelation ist mit 0,982 gegenüber 0,977 nahezu gleich.

Variable	Diskriminanzkoeffizienten		Rangfolge
	<u>unstandard.</u>	<u>standard.</u>	
Buchtennerven	4,97	0,64	1
Büschelhaare	-2,37	0,51	2
Fruchtstand	0,50	0,43	3
Spreitenbasis	-0,17	0,37	4
Blattform	-3,43	0,32	5
Blattstiellänge	-0,73	0,29	6

Konstante	2,28		

Tab. 18: Diskriminanzfunktion zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen sowie der Variablen "FRUCHTSTAND": Merkmalsvariablen und Diskriminanzkoeffizienten in der Reihenfolge abnehmender diskriminatorischer Bedeutung.

Die Länge des Fruchtstandes erweist sich somit in der Diskriminanzfunktion als kein Merkmal besonders hoher Trennkraft. Dies wird auch durch die Absolutbeträge der standardisierten Diskriminanzkoeffizienten bestätigt (Tab. 18). Danach haben die Merkmale "BUCHTENNERVEN" und "BÜSCHELHAARE" zur Unterscheidung beider Arten mehr Gewicht als das Merkmal "FRUCHTSTAND". Im Unterschied zur ersten Diskriminanzfunktion kommt der Variablen "BÜSCHELHAARE" diesmal ein höheres relatives Gewicht zu als den Variablen "SPREITENBASIS" und "BLATTFORM".

Klassifizierung

Das Histogramm der Diskriminanzwerte (Abb. 30) veranschaulicht die etwas bessere Trennung beider Baumarten. Die Verteilungen von Stiel- und Traubeneiche liegen wiederum völlig überschneidungsfrei weiter auseinander als in Abb. 29. Das Gruppenmittel der Diskriminanzwerte beträgt bei Stieleiche 4,61, bei Traubeneiche -5,65.

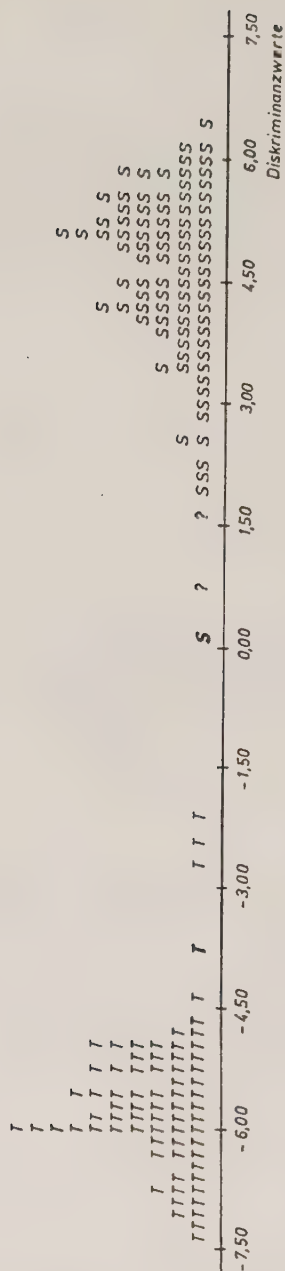


Abb. 30: Diskriminanzanalyse zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche anhand von Blattmerkmalen und der Variablen "FRUCHTSTAND": Histogramm der Diskriminanzwerte (S=Stieleiche, T=Traubeneiche, ?=intermediäre Eiche; Fettdruck: Stiel- bzw. Traubeneiche, die a priori als intermediär galten).

Abb. 30 enthält jeweils einen a priori als intermediär eingestuft, durch die Clusteranalyse dann aber Stiel- bzw. Traubeneiche zugeordneten Baum. Beide Eichen nehmen in den Abb. 29 und 30 jeweils ähnliche Positionen im Histogramm ein. Die Stieleiche hat in Abb. 30 einen Diskriminanzwert von 0,16, in der Abb. 29 einen von 1,13. In beiden Fällen verhält sich somit dieser Baum intermediär, wodurch sich die bereits oben geäußerte Vermutung bestätigt, daß dieser Baum entgegen den Resultaten der Clusteranalyse doch eher intermediär ist als eine Stieleiche. Mit Werten von -3,78 (Abb. 30) bzw. -2,08 (Abb. 29) ist die a priori für intermediär gehaltene Traubeneiche in beiden Histogrammen am rechten Rand der Verteilung der Traubeneiche zu finden.

Von den 14 auch nach der Clusteranalyse als intermediär bezeichneten Bäumen sind in Abb. 30 nur zwei (Diskriminanzwerte: 0,77, 1,69) vertreten. Läßt man die eben erwähnte Stieleiche (Diskriminanzwert: 0,16) außer Acht, so liegen beide Bäume im intermediären Bereich zwischen Stiel- und Traubeneiche. Mit entsprechenden Werten von 0,57 bzw. 1,40 sind diese Eichen auch in der Abb. 29 im stieleichennahen intermediären Bereich zu finden. Dies bestätigt den mutmaßlich Hybridstatus dieser Bäume auch unter Berücksichtigung der Länge des Fruchtstandes.

Drei Traubeneichen sind in Abb. 30 mit Werten zwischen -3,00 und -2,00 deutlich von den übrigen Bäumen dieser Art abgesetzt. Diese gesonderte Stellung ist bei allen drei Bäumen durch für Traubeneichen hohe Werte der Variablen "BUCHTENNERVEN" (0,5; 0,6; 0,8) bedingt, die in zwei Fällen zusätzlich mit ungewöhnlich langen Fruchtstandsstielen kombiniert sind. Dennoch klassifiziert sowohl die Clusteranalyse wie die Diskriminanzanalyse alle drei Bäume als Traubeneichen, da die anderen relevanten Merkmale typisch für die Traubeneiche sind.

3.243 Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

1. Stiel- und Traubeneichen können mittels Diskriminanzfunktion sowohl allein anhand von Blattmerkmalen wie auch durch die Kombination von diesen und der Variablen "FRUCHTSTAND" eindeutig, d.h. überschneidungsfrei getrennt werden. Bäume beider Arten werden zu 100% richtig klassifiziert.

2. Der Variablen "BUCHTENNERVEN" kommt in beiden Funktionen die größte diskriminatorische Bedeutung zu. Geringer und in beiden Funktionen z.T. deutlich voneinander abweichend ist das relative Gewicht der anderen Variablen.

3. Durch ihre Diskriminanzwerte läßt sich die Stellung von Eichen unbekannter Artzugehörigkeit im Vergleich zu Stiel- und Traubeneiche gut bestimmen. Ein Teil der 14 in die Analyse einbezogenen intermediären Bäume liegt demnach ohne Überschneidung mit Stiel- oder Traubeneiche exakt intermediär zwischen deren Verteilungen, während der andere Teil innerhalb der Verteilung der Traubeneiche liegt.

4. Isoenzym-Untersuchungen

4.1 Einführung

4.11 Methodische Grundlagen der Isoenzymtrennung

Verschiedene Formen eines Enzyms, die gleiche oder sehr ähnliche Funktionen besitzen und elektrophoretisch trennbar sind, bezeichnet man als Isoenzyme (MARKERT und MOLLER, 1959). Die Gesamtheit der Isoenzyme eines Enzyms nennt man Enzymsystem.

Isoenzyme unterscheiden sich in der primären Struktur ihrer Polypeptide. Darauf beruht die Möglichkeit ihrer Trennung durch die Elektrophorese (HATTEMER und BERGMANN, 1987), worunter man die Auftrennung von Proteinen in einem Trägermedium unter dem Einfluß des elektrischen Feldes versteht. Die in einem Puffer gelösten Isoenzyme eines Enzymsystems besitzen aufgrund ihrer spezifischen Aminosäurezusammensetzung unterschiedliche Nettoladungen, die ihre Wanderungsgeschwindigkeiten im elektrischen Feld bestimmen.

Bei der Gelelektrophorese werden als Trägermedien Gele verwendet (z.B. Stärke-, Polyacrylamidgele). Diese besitzen den Vorteil, Eiweißmoleküle nicht nur aufgrund von Ladungsunterschieden, sondern auch aufgrund unterschiedlicher Größen zu trennen. Die Beweglichkeit der Eiweißmoleküle hängt von der Größe der Gelporen ab (Molekularsieb-Effekt).

Nach der elektrophoretischen Trennung werden Isoenzyme durch enzyspezifische Anfärbemethoden im Gel sichtbar gemacht. Die unterschiedlich weit gewanderten Formen eines Enzyms erscheinen dann als gefärbte Banden. Das Muster dieser Banden nennt man Zymogramm.

4.12 Bedeutung der Isoenzyme in der Systematik

Isoenzyme stehen als primäre Genprodukte in direkter Beziehung zu den sie kodierenden Genen und werden in den meisten Fällen codominant vererbt. Deshalb beruht die in Zymogrammen sichtbare Isoenzymvariation (=Phänotyp) in hohem Maße auf genetischer Variation und ist weitgehend unabhängig von Umwelteinflüssen (CRAWFORD, 1983; HATTEMER und BERGMANN, 1987). Isoenzyme werden entweder von verschiedenen Allelen eines Genlocus codiert (dann auch als Allozyme bezeichnet) oder sie sind Produkte von Allelen verschiedener Genloci (HATTEMER und BERGMANN, 1987).

So unterscheiden sie sich wesentlich von morphologischen, aber auch von anderen biochemischen Merkmalen, wie z.B. Terpenen, die in der Mehrzahl polygen vererbt werden und zudem mehr oder weniger stark von Umweltbedingungen beeinflußt sind. Aufgrund der hieraus resultierenden Komplexität dieser Merkmale sind Rückschlüsse vom beobachteten Phänotyp auf den zugrunde liegenden Genotyp meist unsicherer als bei Isoenzymen (GOTTLIEB, 1971, 1977).

Die Vorteile der Isoenzymanalyse machen sich seit nunmehr über zwei Jahrzehnten auch die Evolutionsforschung und die Pflanzensystematik zu Nutze, um Ähnlichkeiten von Organismen bzw. Organismengruppen (Sippen) und damit ihre Phylogenese zu studieren. Die Mehrzahl der elektrophoretischen Arbeiten mit dieser Zielsetzung bestätigen den Populationen, Rassen sowie Unterarten einer Art deutlich größere isoenzymatische Ähnlichkeiten als dies zwischen verschiedenen Arten einer Gattung der Fall ist (GOTTLIEB, 1971, 1977; CRAWFORD, 1983, 1985).

Auch in der forstlichen Genetik und Botanik gewinnt die Isoenzymforschung zunehmend an Bedeutung. Hauptanwendungsgebiete sind dabei die Provenienzforschung und die Forstpflanzenzüchtung vornehmlich im Zusammenhang mit Koniferen (BARTELS, 1971; CHELIAK et al., 1987; FALKENHAGEN, 1985; FERET und BERGMANN, 1976; GEBUREK und MUHS, 1986; GREGORIUS et al. 1984; HATTEMER und BERGMANN, 1987). Beispiele für den Nachweis isoenzymatischer Unterschiede zwischen verwandten Baumarten finden sich in den Arbeiten von GRILL et al. (1982) für Pinus, von JACOBS et al. (1984) für Abies, von YEH und ARNOTT (1986) für Picea, von SANTAMOUR und FRANK (1982) für Acer, von BURGESS und BELL (1983) für Eucalyptus sowie von ARULSEKAR et al. (1986) für Juglans. Die Möglichkeit mit Hilfe von Isoenzymen Artbastarde zu identifizieren ist für Lärche (BERGMANN und RUETZ, 1987) sowie für Ulme (FERET, 1972) belegt.

Die interspezifische Variation von Isoenzymen und somit ihre Eignung zur Klärung systematisch-taxonomischer Probleme ist auch bei verschiedenen Arten der Gattung Quercus nachgewiesen (MANOS und FAIRBROTHERS, 1987; SANTAMOUR, 1983; TOBOLSKI, 1978). Gezielte Untersuchungen zur Unterscheidung von Stiel- und Traubeneiche anhand ihrer Isoenzyme wurden bislang nur von OLSSON (1975 d) durchgeführt. OLSSON kommt dabei zu dem vorläufigen Ergebnis, daß die von ihm analysierten Peroxidasen sowohl zur Arttrennung wie zum Nachweis der Introgression zwischen beiden Arten geeignet sein könnten.

4.13 Zielsetzung

Ziel der vorliegenden Arbeit war deshalb die Klärung der Frage, ob sich Stiel- und Traubeneiche anhand der Isoenzymvariation verschiedener Enzymsysteme trennen lassen. Dabei wurde folgende Arbeitshypothese zugrundegelegt:

Stiel- und Traubeneiche besitzen als unterschiedliche Arten spezifische Isoenzymbanden oder -muster.

Träfe dies zu, so wären Individuen mit den artspezifischen Isoenzymen beider Baumarten als Hybriden zu identifizieren.

4.2 Material und Methoden

Zur Überprüfung dieser Hypothese wurden vier Enzymsysteme bei Stiel- und Traubeneichen elektrophoretisch analysiert. Mit geringerem Probenumfang wurden darüber hinaus drei weitere Eichenarten, nämlich Flaumeiche (*Q. pubescens* Willd.), Zerr-eiche (*Q. cerris* L.) und Amerikanische Roteiche (*Q. rubra* L.) in gleicher Weise untersucht. Damit sollte die durch Isoenzymvariation quantifizierbare Ähnlichkeit (Verwandtschaft) zwischen Stiel- und Traubeneiche mit den jeweiligen Ähnlichkeiten zu anderen Eichenarten verglichen werden. Die Flaumeiche gehört zum selben Subgenus wie Stiel- und Traubeneiche (Subgen. *Quercus*), während Zerr- (Subgen. *Cerris*) und Roteiche (Subgen. *Erythrobalanus*) jeweils Vertreter anderer Untergattungen (TUTIN et al., 1964) sind.

4.21 Material

4.211 Untersuchte Bäume

Insgesamt wurden die in Tab. 19 aufgeführten 235 Bäume untersucht. Bei allen handelt es sich um Bäume im mannbaren Alter.

Nr. Ort		Anzahl	davon morph. untersucht
Stieleiche			
1	Echinger Loh, Obb.	9	9
2	Putzbrunn, Obb.	17	10
3	Badenweiler, BaWü.	10	5
4	Gifhorn, Nds.	10	
5	Ritzerau, SH.	8	
6	Ostpark München	9	
7	Plantage Berkel	20	17
Summe		83	41
Traubeneiche			
1	Hienheimer Forst, Ndb.	10	7
2	Ebrach, Ufr.	10	10
3	Rohrbrunn, Ufr.	10	6
4	Johanniskreuz, RhPf.	9	5
5	Zell, RhPf.	8	5
6	Ostpark München	10	5
7	Plantage Berkel	25	19
Summe		82	57
Intermediär			
1	Mühlendorf, Ofr.	1	1
2	Ostpark München	1	1
Summe		2	2
Flaumeiche			
1	Feldthurns (bei Brixen)	10	
2	Leitach (bei Bozen)	10	
3	Terlan (" ")	10	
Summe		30	
Zerreiche			
1	Hirschgarten München	10	
2	Ostpark München	12	
Summe		22	
Roteiche			
1	Samenplantage Berkel	8	
2	Ebersberger Forst, Obb.	8	
Summe		16	
Gesamtsumme		235	100

Tab. 19: Isoenzymanalysen: Untersuchte Bäume getrennt nach den Orten ihrer Beerntung.

Der Auswahl der untersuchten Stiel- und Traubeneichen lag das Ziel zugrunde, viele verschiedene Herkünfte einzubeziehen, um so einen möglichst großen Teil der isoenzymatischen Variation beider Arten zu erfassen.

Die Stieleichen-Herkünfte "Badenweiler", "Gifhorn" und "Ritzerau" sowie die Traubeneichen-Herkünfte "Johanniskreuz" und "Zell" wurden auf der Eichen-Provenienzversuchsfläche im FA Fürstenfeldbruck (Obb.) beerntet. Bei den Herkünften "Echinger Lohe" und "Putzbrunn" (Stieleiche) sowie "Hienheimer Forst", "Ebrach" und "Rohrbrunn" (Traubeneiche) handelt es sich um Bäume aus jeweils einem dort zufällig ausgewählten Eichenbestand. Die Stiel- bzw. Traubeneichen mit der Bezeichnung "Ostpark München" sind gepflanzte Bäume, deren genaue Herkunft nicht bekannt ist. Auf den Samenplantagen Berkel (FA Diekhofen) wurde der Großteil der vorhandenen Klone (ausschließlich Herkünfte aus dem Bundesgebiet) sowie einige Stiel- und Traubeneichen aus der Umgebung der Plantagen beerntet.

Aus Tab. 19 geht hervor, wieviele der elektrophoretisch untersuchten Bäume zugleich auch morphologisch bearbeitet wurden (vgl. 3.11). Zwei Bäume, einer aus Mühlendorf (bei Bamberg) und einer aus dem Ostpark (München), die nach den Ergebnissen der morphologischen Untersuchungen als intermediär einzustufen sind (Diskriminanzwerte von -0,50 bzw. 1,13 in Abb. 29), konnten auch isoenzymatisch analysiert werden.

4.212 Probengewinnung

In Vorversuchen wurde die Eignung von Laubblättern verschiedener Entwicklungsstadien (von den in der Knospe eingeschlossenen Blättchen bis hin zum voll entwickelten Blatt) als Ausgangsmaterial für die Elektrophorese getestet. Die Beschränkung auf Laubblätter erfolgte zum einen, weil diese

entweder in Knospen oder voll entwickelt stets verfügbar und zudem leicht zu ernten sind. Zum anderen lagen methodische Hinweise zur Enzymextraktion aus Blattmaterial vor.

Es stellte sich heraus, daß bis zu einem Zentimeter große Laubblättchen angeschwollener oder gerade aufbrechender Knospen, über alle vier untersuchten Enzymsysteme betrachtet, die qualitativ besten Zymogramme erbringen.

Aus diesem Grund erfolgte die Probenahme im April 1987 zum Ausgang des winterlichen Knospenstadiums. Pro Eiche wurden ein oder zwei Zweige abgeschnitten und zum Vortreiben in ein beheiztes Gewächshaus gestellt. Die austreibenden Knospen wurden von den Zweigen entfernt und die Laubblättchen herauspräpariert. Proben mit einem jeweiligen Frischgewicht von 0,07 g wurden danach sofort in flüssigen Stickstoff getaucht und bei -80°C bis zur Verwendung für die Elektrophorese gelagert.

4.22 Methoden

Mit Hilfe der Elektrophorese wurde die Variation folgender vier Enzymsysteme analysiert:

1. Saure Phosphatase (ACP)
2. Glutamatoxalazetat-Transaminase (GOT)
3. Leucin-Aminopeptidase (LAP)
4. Peroxidase (PER).

4.221 Elektrophorese

Die methodischen Details der Isoenzymtrennung (incl. Herstellung des Enzym-Rohextraktes und Anfärben der Gele) beruhen auf Angaben von BERGMANN (1971, 1973, 1974), CONKLE et al. (1982), KIM (1979), SCANDALIOS (1969), MÖLLER-STARCK und BERGMANN (mündl. Mitt., 1986) sowie auf den Resultaten eigener Vorversuche.

Alle vier Enzymsysteme wurden mit Hilfe der Stärkegel-Zonenelektrophorese in einem diskontinuierlichen Gel- und Elektrodenpuffersystem aufgetrennt (Gelpuffer: 0,08 mol. Tris-HCL-Puffer pH 8,7; Elektrodenpuffer: 0,3 mol. NaOH-Borat-Puffer pH 8,2; modifiziertes POULIK-System, POULIK [1957]).

Verwendung fanden 11,5 %ige Stärkegele, bestehend aus 310 ml Gelpuffer, 35,6 g Stärke (Fa. Sigma, Art.-Bez.: Starch-Potato, Art.-Nr.: S-4501) sowie 6,9 g Saccharose. Zur Herstellung dieser Gele wurden Stärke und Zucker in einer Saugflasche mit dem Gelpuffer verrührt und im Wasserbad bei 100°C zum Aufkochen gebracht, anschließend entgast und sofort in einer Form auf eine Glasscheibe (27x12 cm) gegossen. Nach dem Abkühlen wurde das Gel bis zum Auftragen des Enzym-Rohextraktes bei 4°C aufbewahrt.

Zur Herstellung des Enzym-Rohextraktes wurden die tiefgefrorenen Proben eines jeden Baumes (0,07 g) zusammen mit jeweils ca. 0,02 g Polyvinylpyrrolidon (PVP) und ca. 200 µl Extraktionspuffer in die halbkugelförmigen Bohrungen einer vorgekühlten Plexiglasplatte gegeben und mit Hilfe eines Glasstabes intensiv homogenisiert. Der Extraktionspuffer (Tris-HCL-Puffer pH 7,2) enthielt pro 100 ml:

Tris	1,6 g
EDTA II	0,1 g
Dithiothreitol	0,1 g
Diethyldithiocarbaminsäure	0,1 g
Cystein	0,01 g
Natriumbisulfit	0,5 g
Natriumascorbat	1,0 g
Mercaptoethanol	2 ml.

Pro Gel erfolgte die Analyse der vier Enzymsysteme acht verschiedener Bäume. Etwa 10 Minuten nach dem Homogenisieren wurde dazu das Homogenat dieser Bäume mit Hilfe von jeweils vier Papierschnitzeln (Whatman-Chromatographiepapier Nr. 3, 12x4 mm Größe) aufgesaugt. Diese Schnitzel (insgesamt 32 pro Gel) wurden in der aus Abb. 31 ersichtlichen Anordnung in einen schmalen Längsspalt des Gels gestellt. Durch anschließendes Zusammenschieben der beiden Gelteile wurde der Spalt wieder geschlossen. Die Papierschnitzel verblieben während der gesamten Dauer der Elektrophorese im Gel.

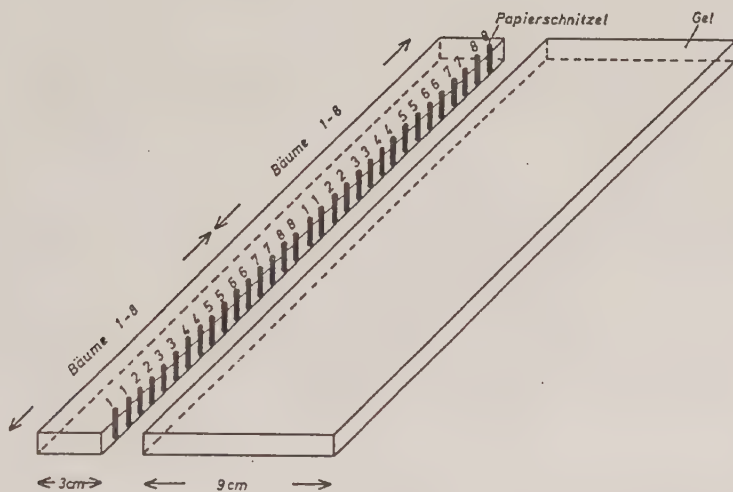


Abb. 31: Anordnung der Proben im Gel.

Die Elektrophorese erfolgte bei einem durchschnittlichen Brückenabstand von 7 cm, einer konstanten Spannung von 125 V und unter ständiger Kühlung des Gels (4°C). Die Isoenzymtrennung wurde gestoppt, sobald sich die durch Bromphenolblau markierte Front im Gel 5 cm von den Schnitzeln hin zur Anode entfernt hatte.

Um die Enzymaktivität im Gel sichtbarzumachen, erfolgten getrennt nach den jeweiligen Enzymen spezifische Anfärbungen. Hierzu wurde das Gel zunächst horizontal in vier dünne Lagen geschnitten und jede dieser Gellagen ca. 15 Minuten zur Angleichung des pH-Wertes an den pH-Wert der jeweiligen Farblösung in entsprechenden Puffern vorinkubiert. Anschließend wurden sie bis zum Erscheinen der farbigen Banden in den spezifischen Farblösungen bei 30°C inkubiert. Nachfolgend sind die verschiedenen Puffer und Bestandteile der Inkubationslösungen angegeben:

1. ACP

Puffer: Essigsäure (9,4 ml/l)-NaOH pH 5,2

Inkubationslösung: 100 ml Puffer
 4 ml MgCl (10 %ige Lösung)
 70 mg Fast Garnet GBC Salz
 70 mg 1-Naphthylphosphat
 (Mononatrium-Salz)
 35 mg 1 Naphthylphosphat
 (Dinatrium-Salz)

2. GOT

Puffer: 0,2 mol. Phosphatpuffer pH 7,5

Inkubationslösung: 100 ml Puffer
 240 mg L-Asparginsäure
 140 mg Oxoglutarsäure
 220 mg Fast Blue BB Salz

3. LAP

Puffer: Tris (6,1 g/l)-Maleinsäure pH 5,4

Inkubationslösung: 50 ml Puffer
 50 ml H₂O
 0,02 g L-Leucin-β-Naphthylamid
 0,02 g Fast Black K Salz

4. PER

Puffer: Essigsäure (9,4 ml/l)-NaOH pH 5,0

Inkubationslösung: 100 ml Puffer
 80 mg 3-Amino-9-Ethylcarbazol (gelöst
 in 4 ml Azeton)
 2,6 ml 0,1 mol. CaCl₂
 1,3 ml H₂O₂ (3 %ige Lösung).

Die angefärbten Gele wurden nach Absaugen der Inkubationslösungen mehrmals in Wasser gespült und zur Dokumentation und dauerhaften Aufbewahrung mit Hilfe eines Gelrockners auf Spezialpapier gepreßt und getrocknet.

4.222 Datenauswertung

Ohne eingehende genetische Analyse eines Enzymsystems ist es bei komplexen Bandenmustern nicht möglich, aus dem Zymogramm die genetische Kontrolle der darin enthaltenen Isoenzyme zu erkennen. Dabei hängt die Zahl gebildeter Isoenzymbanden davon ab, aus wievielen Polypeptiden das jeweilige Enzym zusammengesetzt ist. So manifestiert sich z.B. ein Enzym mit monomerer Struktur bei heterozygoten Individuen im Zymogramm mit zwei Banden, ein tetrameres (bestehend aus vier Polypeptiden) hingegen infolge Bildung sog. Hybridbanden mit bis zu fünf Banden. Bei homozygoten Trägern erscheint aber in beiden Fällen jeweils nur eine Bande (FERET und BERGMANN, 1976; HATTEMER und BERGMANN, 1987).

Dies bedeutet, daß je nach Struktur der untersuchten Enzyme gleiche genotypische Unterschiede zu ungleich großen Differenzen im Zymogramm führen können (Abb. 32). Homozygote (AA, BB) und heterozygote (AB) Individuen unterscheiden sich danach bei monomeren Enzymen in einer Bande, bei tetrameren Enzymen hingegen in bis zu vier Banden, obwohl die genotypische Abweichung zwischen den Individuen in beiden Fällen jeweils nur ein Allel betrifft.

	monomer			tetramer			Banden-Nr.
Zymogramm	+	-	-	-	-	-	1
	↑	-	-	-	-	-	2
				-	-	-	3
				-	-	-	4
				-	-	-	5
-----Start-----							
Genotyp		AA	AB	BB	AA	AB	BB

Abb. 32: Zymogramme eines monomeren und eines tetrameren Enzyms homo- bzw. heterozygoter Individuen (schematisch).

In der vorliegenden Arbeit wurde jede identifizierte Isoenzymbande als ein eigenes phänotypisches Merkmal betrachtet. Die Unterscheidung der verschiedenen Banden eines Enzymsystems erfolgte dabei rein visuell. Maßgebend waren die unterschiedlichen Wanderungsgeschwindigkeiten der Banden, wobei in kritischen Fällen (Identifizierung von Banden ähnlicher Wanderungsgeschwindigkeit in verschiedenen Zymogrammen) die relativen Wanderungsraten bezogen auf die Pufferfront im Gel bestimmt wurden (R_f -Werte). Nachdem von allen Bäumen mindestens ein auswertbares Zymogramm pro Enzymsystem vorlag, wurden alle vorkommenden Banden eines Systems erfaßt und durchnummeriert. Dabei erhielt jeweils die im Zymogramm der Anode am nächsten liegende Bande (d.h. die am schnellsten wandernde) die Nummer 1 und die dem Probenursprung am nächsten liegende (d.h. die am langsamsten wandernde) die höchste Nummer. Dieser Numerierung entsprechend wurden für jeden Baum die Bandennummern in den Zymogrammen der vier Enzyme ermittelt. Traten bei einem Enzymsystem in den Zymogrammen verschiedener Bäume Banden gleicher elektrophoretischer Mobilität, aber deutlich unterschiedlicher Farbintensität auf, so wurden diese Banden als verschiedene Isoenzyme betrachtet und mit gleicher Nummer aber unterschiedlichen Kleinbuchstaben bezeichnet (z.B. 6a und 6b).

Für die statistischen Auswertungen wurden die Baumarten im Anhalt an die in Tab. 19 widergegebene Gruppierung in Untergruppen (=Wiederholungen) eingeteilt (Tab. 20).

Baumart	Anzahl Gruppen	N/Gruppe
Stieleiche	9	8-10
Traubeneiche	8	8-13
Flaumeiche	6	5
Zerreiche	4	5-6
Roteiche	4	4

Gesamt	31	

Tab. 20: Isoenzymanalysen: Anzahl der pro Baumart gebildeten Untergruppen für die statistischen Auswertungen

Bei Stiel- und Traubeneiche wurden jeweils die Bäume der Samenplatage Berkel, bei Stieleiche zudem auch die Herkunft "Putzbrunn" auf zwei Untergruppen verteilt. Bei Flaum-, Zerr- und Roteiche erfolgte die Trennung sämtlicher in Tab. 19 enthaltener Gruppen in je zwei Untergruppen. Für jede Untergruppe wurde die mittlere Häufigkeit der Isoenzymbanden berechnet.

Auf der Basis dieser Häufigkeiten wurden alle Gruppen einer Clusteranalyse (BMDP 2M; methodische Details siehe 3.1421) unterzogen. Als Verknüpfungsalgorithmus wurde wie bei der Clusteranalyse im Rahmen der morphologischen Untersuchungen die Centroidmethode gewählt, als Distanzmaß hingegen entsprechend den Eingangsdaten ein Distanzmaß für Häufigkeiten (CHISQ). Weiterhin wurde zur Trennung von Stiel-, Trauben- und Flaumeiche eine "Schrittweise Diskriminanzanalyse" (BMDP 7M; methodische Details siehe 3.1423) gerechnet.

4.3 Ergebnisse

4.31 Baumartenspezifische Variation

4.311 Einzelbanden

Bei allen vier Enzymsystemen konnten insgesamt 46 verschiedene Banden identifiziert werden (Tab. 21). Von einigen Roteichen abgesehen zeigten die LAP-Zymogramme sowie alle PER-Zymogramme voneinander unabhängige Bandenvariation in jeweils zwei getrennten Gelbereichen (Abb. 36, 38). Diese wurden als LAP-A und B bzw. PER-A und B bezeichnet.

16 Banden kamen mit mehr oder weniger großen Häufigkeitsunterschieden bei allen Baumarten vor, während acht Banden, davon fünf bei Roteiche (ACP 9, 10, 11, GOT 5, PER-B 12), zwei bei Zerreiche (ACP 2, PER-A 3) und eine bei Stieleiche (GOT 8), ausschließlich bei einer der Arten identifiziert werden konnten. Mit Ausnahme von drei Banden bei der Roteiche (ACP 9 und 10, PER-B 12) sind jedoch alle diese Banden relativ selten.

Enzym	Bande	Stiel-	Trauben-	Flaum-	Zerr-	Rot-
	Nr.	N=83	N=82	e i c h e N=30	N=22	N=16
ACP	1	100	100	100	45	100
	2	0	0	0	18	0
	3	2	0	0	82	0
	4	84	37	90	0	0
	5	83	54	93	0	0
	6	17	45	7	82	0
	7	41	80	27	100	0
	8	4	11	3	4	75
	9	0	0	0	0	100
	10	0	0	0	0	94
	11	0	0	0	0	12
GOT	1	12	15	10	73	0
	2	98	100	100	100	94
	3	8	40	73	0	6
	4	16	29	17	0	0
	5	0	0	0	0	6
	6a	81	37	10	100	44
	6b	4	37	63	0	0
	7	10	15	0	0	0
	8	6	0	0	0	0
	9	2	13	10	0	6
	10	0	1	0	0	81
LAP-A	1	45	24	30	14	62
	2	60	80	80	95	44
	3	51	30	30	4	0
-B	4	2	0	0	95	100
	5	22	48	70	4	0
	6	95	80	70	0	0
	7	4	22	27	0	0
PER-A	1	7	2	0	5	0
	2	4	91	40	41	6
	3	0	0	0	23	0
	4	2	20	33	14	6
	5	45	32	53	59	25
	6	2	24	20	9	37
	7a	66	27	40	77	31
	7b	0	18	10	0	0
	8	5	23	13	9	6
	9a	84	40	27	27	25
9b	1	11	17	9	6	6
	10	23	5	0	0	0
-B	11	6	7	7	0	37
	12	0	0	0	0	94
	13	94	93	93	100	0
	14	100	100	100	100	75
	15	100	100	100	100	19

Tab. 21: Häufigkeiten der Isoenzymbanden getrennt nach Baumarten (in %).

Die Roteiche ist die einzige Art, die sich im Zymogramm allein anhand einer Bande (ACP 9) von allen anderen Baumarten sicher unterscheiden läßt. Die Unterschiede zwischen den anderen Arten bestehen demgegenüber nur in z.T. deutlich voneinander abweichenden Häufigkeiten bestimmter Banden. Während Rot- und Zerreichen sowohl untereinander als auch gegenüber den anderen drei Arten deutlich verschiedene Häufigkeiten aufweisen (vgl. v.a. ACP 3-11, GOT 10, PER-B 11-15), sind die Unterschiede zwischen Stiel-, Trauben- und Flaumeichen insgesamt erheblich geringer.

Mit Abstand am besten zwischen Stiel- und Traubeneichen differenziert die Bande PER-A 2. Mit einer Häufigkeit von 91% bei Traubeneichen gegenüber nur 4% bei Stieleichen kann diese Bande als relativ guter Marker für die Traubeneiche gelten. Weiterhin sind die Häufigkeiten der Banden ACP 4 und 7, GOT 6a sowie PER-A 7a und -9a zwischen beiden Arten deutlich verschieden. Die Unterschiede zwischen Stiel- und Flaumeichen sind bei den Banden GOT 3 und 6, jene zwischen Trauben- und Flaumeichen bei den Banden ACP 4 und 7 sowie PER-A 2 am besten ausgeprägt.

Im Anhang sind in den Tab. 1-5 die Bandenhäufigkeiten für die 31 Untergruppen der fünf Baumarten angegeben.

4.312 Bandenmuster

Von wenigen Ausnahmen abgesehen sind alle analysierten Zymogramme Kombinationen verschiedener Isoenzymbanden. Im Folgenden wird die Variation der Bandenmuster der vier Enzymsysteme kurz dargestellt. Von jedem System sind zum einen sämtliche vorkommenden Banden, zum anderen für Stiel- und Traubeneiche jeweils die drei häufigsten Bandenmuster sowie die Zymogramme der beiden morphologisch zwischen Stiel- und Traubeneiche stehenden Bäume schematisch dargestellt. Für die übrigen Arten ist jeweils nur das häufigste Muster abgebildet.

ACP (Abb. 33)

Bei Stieleichen konnten 12, bei Traubeneichen 14 verschiedene Bandenmuster nachgewiesen werden. 6 bzw. 8 dieser Muster kamen zwar ausschließlich, jedoch nur selten bei einer der Arten vor (max. Häufigkeit: 4%). Das häufigste Stieleichen-Muster wurde auch bei 10% der Traubeneichen festgestellt und ist zudem identisch mit dem Zymogramm beider intermediärer Eichen. Darüber hinaus dominierte diese Kombination bei Flaumeichen. Das häufigste Muster der Traubeneiche wurde auch bei 8% der Stiel- und 7% der Flaumeichen nachgewiesen.

Von einer Zerreihe abgesehen hatten alle Zerr- und Roteichen artspezifische Zymogramme.

ACP

Vork. Banden	52% 23% 8%	35% 22% 15%	Mühl. Ostp. Interm.	73% Fl. E.	32% Zerr.	62% Rot.			
	St. E.	Tr. E.							

Abb. 33: Saure Phosphatase (ACP): Vorkommende Banden, die jeweils häufigsten Zymogramme (nach Baumarten getrennt; incl. deren Häufigkeiten) sowie Zymogramme der beiden intermediären Eichen (schematisch).

GOT (Abb. 34)

GOT-Banden traten bei Stieleichen in 14, bei Traubeneichen in 16 verschiedenen Kombinationen auf. Jeweils sechs dieser Muster wurden ausschließlich bei einer Art, aber wiederum nur selten beobachtet (max. Hfgk.: 10%). Das häufigste Stieleichen-Muster wurde auch bei 6 % der Traubeneichen, das häufigste Traubeneichen-Muster hingegen nur bei 2% aller Stieleichen nachgewiesen.

Die aus Mühlendorf stammende intermediäre Eiche besitzt eine Bandenkombination, die weder bei einer Stiel- noch bei einer Traubeneiche gefunden werden konnte. Der andere intermediäre Baum offenbarte Banden, die in dieser Zusammensetzung bei je einer Stiel- und Traubeneiche identifiziert wurde.

GOT

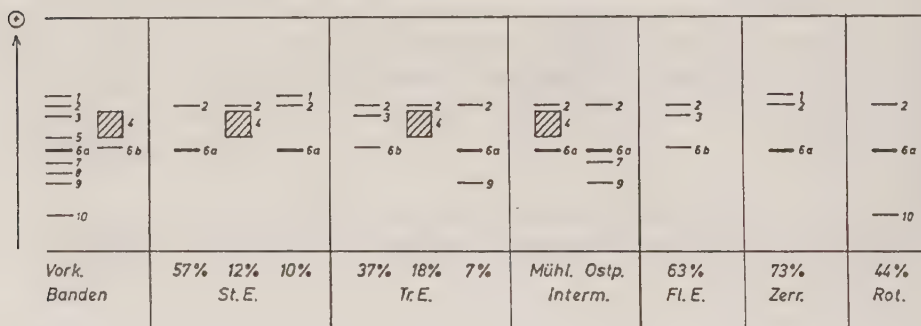


Abb.: 34: Glutamatoxalazetat-Transaminase (GOT): Vorkommende Banden, die häufigsten Zymogramme sowie die Zymogramme der beiden intermediären Eichen (schematisch).

Bei Zerreichchen wurden insgesamt nur drei GOT-Banden in zwei verschiedenen Kombinationen (GOT 1/2/6a, GOT 2/6a) beobachtet, von denen eine auch bei Traubeneichen und beide auch bei Stieleichen vorkamen. Roteichen hatten ausschließlich artspezifische Muster.

LAP (Abb. 35, 36)

Stiel- und Traubeneichen zeigten insgesamt 12 bzw. 15 unterschiedliche Bandenmuster, wobei die Kombination LAP 2/6 bei beiden Arten dominierte. Die Zymogramme der intermediären Eichen wurden von den gleichen Banden gebildet. Drei der vier bei Flaumeichen registrierten LAP-Muster sind identisch mit solchen von Stiel- und Traubeneichen.

Durch das Vorkommen der Bande LAP 4 unterscheiden sich die Zymogramme aller Rot- und fast aller Zerreichen sicher von denen der anderen Arten. Im Unterschied zur ACP und GOT traten bei Roteichen aber nur Bandenkombinationen auf, die zugleich bei Zerreichen nachgewiesen wurden.

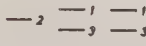
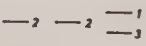
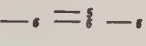
LAP							
							
							
Vork. Banden	36% 25% 10%	33% 18% 9%	Mühl. Ostp. Interm.	23%	77%	56%	
	St. E.	Tr. E.		Fl. E.	Zerr.	Rot.	

Abb. 35: Leucin-Aminopeptidase (LAP): Vorkommende Banden, die häufigsten Bandenmuster sowie die Zymogramme der beiden intermediären Eichen (schematisch).

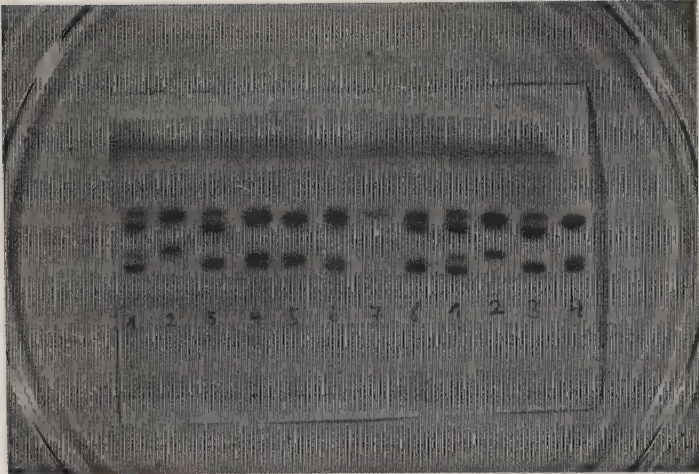


Abb. 36: Beispiele für die Isoenzymvariation der LAP.

PER (Abb. 37, 38)

Mit Ausnahme der Roteichen variieren die Banden in der Zone geringerer elektrophoretischer Mobilität (PER-B) nur wenig.

Im Unterschied dazu erwies sich die Bandenvariation der als Zone PER-A bezeichneten Gelregion als so groß, daß bei allen Baumarten eine unübersichtliche und deshalb zur Artdifferenzierung völlig ungeeignete Anzahl von Bandenkombinationen auftrat. So ließen sich allein bei Traubeneichen 42 verschiedene Muster nachweisen. Anzumerken ist, daß gleich den meisten Stieleichen den morphologisch intermediären Eichen die bei Traubeneichen häufige Bande PER-A 2 fehlt.

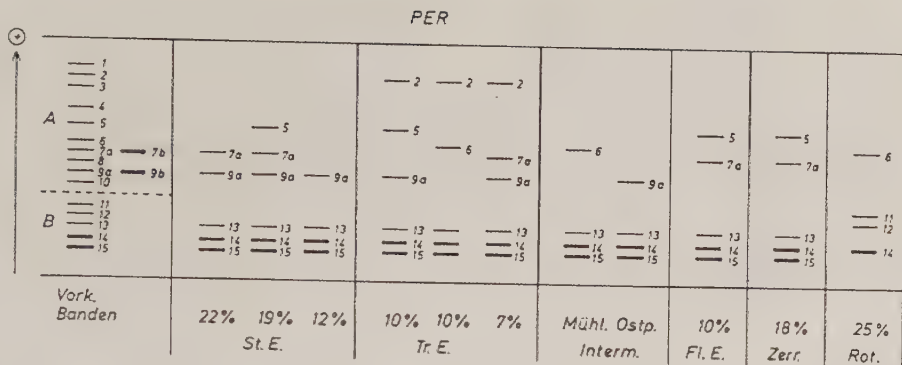


Abb. 37: Peroxidase (PER): Vorkommende Banden, die häufigsten Bandenmuster sowie Zymogramme der beiden intermediären Eichen.

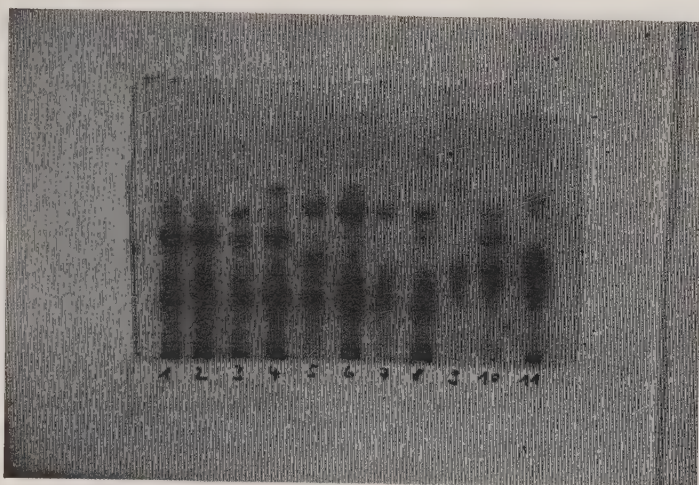


Abb. 38: Beispiele für die Isoenzymvariation der Peroxidase.

4.32 Gruppenbildung anhand von Bandenhäufigkeiten (Clusteranalyse)

Die 31 Gruppen der fünf Baumarten wurden auf der Datenbasis ihrer mittleren Isoenzymbanden-Häufigkeiten mit Hilfe einer Clusteranalyse gruppiert. Abb. 39 stellt in Dendrogrammform das Ergebnis dar. Die angegebenen Distanzwerte sind ein Maß für die relative Ähnlichkeit der Gruppen; sie sind innerhalb dieses Dendrogramms vergleichbar.

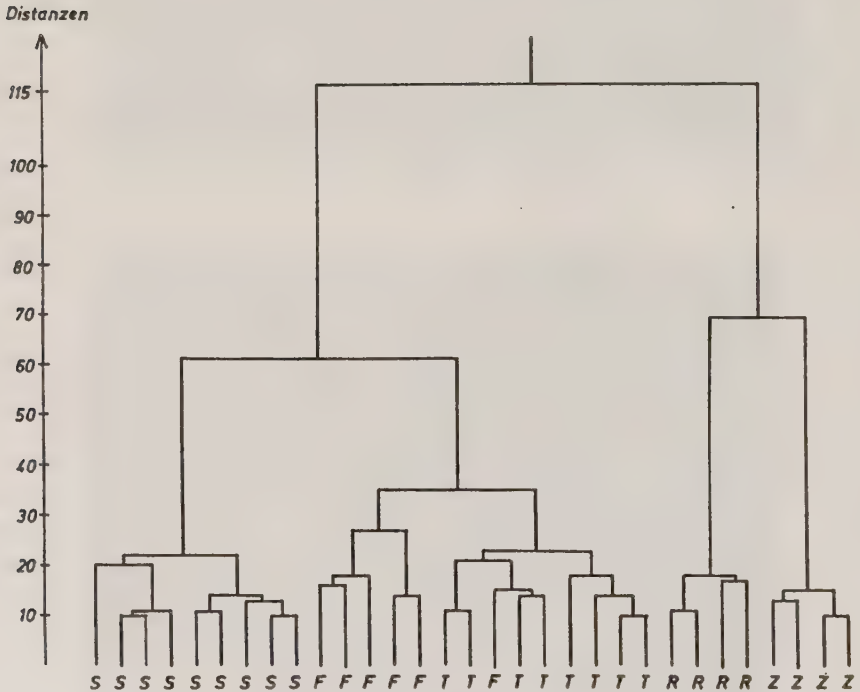


Abb. 39: Isoenzymanalyse: Dendrogramm der Clusteranalyse
(S=Stiel-, T=Trauben-, F=Flaum-, Z=Zerr-,
R=Roteiche).

Von einer Ausnahme abgesehen werden jeweils alle Gruppen einer Baumart in separaten Clustern zusammengefaßt. Die vier Zerr- und vier Roteichen-Gruppen sind mit großer Distanz (115,5) von allen übrigen Gruppen getrennt. Die Ähnlichkeit zwischen diesen beiden Arten ist geringer (d.h. die Distanz größer) als die zwischen Stiel-, Trauben- und Flaumeiche.

Die Stieleichen-Gruppen sind mit einer Distanz von 61,0 deutlich von Trauben- und Flaumeichen abgesetzt. Die Trennung dieser beiden Arten erfolgt demgegenüber bei erheblich geringerer Distanz (35,0) und ist zudem unvollständig. Eine Gruppe Flaumeichen -es handelt sich um Bäume der Herkunft Feldthurns- wird zusammen mit Traubeneichen gruppiert. Daraus folgt, daß die isoenzymatische Ähnlichkeit zwischen Trauben- und Flaumeichen größer ist als die zwischen Stiel- und Traubeneichen.

4.33 Trennung der Stiel-, Trauben- und Flaumeichen anhand von Bandenhäufigkeiten (Diskriminanzanalyse)

Zur Trennung der Stiel-, Trauben- und Flaumeichen-Gruppen mit Hilfe unterschiedlicher Isoenzymbanden-Häufigkeiten erfolgte eine "Schrittweise Diskriminanzanalyse". Zerr- und Roteichen wurden hier nicht einbezogen, da ihre Trennung sowohl untereinander wie gegenüber den anderen Arten mit Hilfe einzelner Banden bzw. Bandenkombinationen eindeutig ist (vgl. 4.31). Da es sich um einen Vergleich zwischen drei Gruppen handelte, wurden zwei verschiedene Diskriminanzfunktionen ermittelt.

Tab. 22 enthält die vier zur Trennung herangezogenen Variablen (Isoenzymbanden) sowie die Parameter beider Trennfunktionen.

Variable	Disk.koeffizienten	
	<u>Funktion 1</u>	<u>Funktion 2</u>
PER-A2	-0,087	0,009
PER-A9a	0,029	0,038
ACP-4	0,013	-0,058
GOT-7	0,003	-0,057
Konstante	1,210	3.313

Tab. 22: Variablen und Parameter der beiden Diskriminanzfunktionen zur Trennung von Eichenarten anhand der Häufigkeiten ihrer Isoenzymbanden.

	richtig klassif.	Zahl der Gruppen klassif. als		
		<u>St.E.</u>	<u>Tr.E.</u>	<u>Fl.E.</u>
St.E.	100%	9	0	0
Tr.E.	100%	0	8	0
Fl.E.	100%	0	0	6

Gesamt	100%	9	8	6

Tab. 23: Klassifikationsmatrix der Diskriminanzanalyse zur Trennung von Eichenarten anhand der Häufigkeiten ihrer Isoenzymbanden.

Die beiden Diskriminanzfunktionen trennen mit Hilfe von nur vier Isoenzymbanden alle Gruppen der drei Baumarten eindeutig (Tab. 23). Dies wird durch die Lage der Gruppen in der von beiden Funktionen gebildeten Diskriminanzebene anschaulich gemacht (Abb. 40). Die Gruppen aller drei Arten bilden hier ohne Überschneidung weit auseinanderliegende Punktwolken.

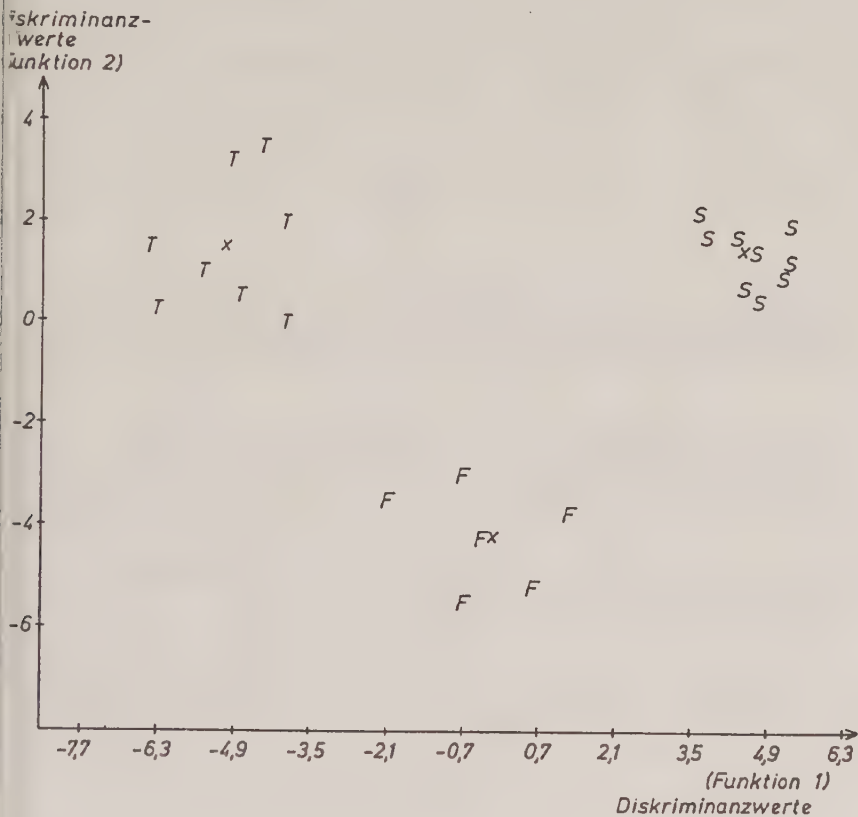


Abb. 40: Lage der Baumartengruppen in der Diskriminanzebene (S=Stieleiche, T=Traubeneiche, F=Flaumeiche; x=jeweiliges Gruppenmittel).

Die Funktion 1 (Eigenwert: 19,1) trennt Stiel- von Traubeneichen, während die insgesamt weniger gewichtige Funktion 2 (Eigenwert: 7,0) Flaum- von Stiel- und Traubeneichen unterscheidet. Alle drei Punktwolken sind bereits durch die Funktion 1 eindeutig getrennt.

Variable	Diskriminanzkoeff. (stand.)			
	<u>Funktion 1</u>	<u>Rangfolge</u>	<u>Funktion 2</u>	<u>Rangfolge</u>
PER-A2	0,92	1	0,09	4
PER-A9a	0,42	2	0,55	3
ACP-4	0,18	3	0,80	1
GOT-7	0,04	4	0,76	2

Tab. 24: Absolutbeträge der standardisierten Diskriminanzkoeffizienten zur Trennung der Eichenarten anhand der Häufigkeiten ihrer Isoenzymbanden.

Entsprechend der unterschiedlichen Trennung der Baumarten durch die beiden Funktionen ist auch die diskriminatorische Bedeutung der einzelnen Banden in den Funktionen 1 und 2 verschieden. Das Gewicht mit der eine Variable zur Gruppentrennung beiträgt entspricht der Höhe ihres standardisierten Diskriminanzkoeffizienten (Tab. 24).

Zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche (Funktion 1) trägt mit großem Abstand am meisten die bereits oben als Marker der Traubeneiche bezeichnete Bande PER-A2 bei, gefolgt von der Bande PER-A9a. Die Bedeutung der beiden anderen Banden (ACP-4, GOT-7) ist demgegenüber nur gering. Zur Unterscheidung von Stiel- und Traubeneichen auf der einen Seite und Flaumeichen auf der anderen Seite tragen diese vier Banden mit völlig verändertem Gewicht bei. Wichtigste Variablen sind hier ACP-4 und GOT-7. PER-A2 hat dagegen nur eine sehr geringe Bedeutung.

4.34 Zusammenfassung

1. Vorkommen und Häufigkeit fast aller identifizierten Isoenzymbanden variieren zwischen den Baumarten beträchtlich. Rot- und Zerreichen lassen sich anhand einzelner Banden eindeutig bestimmen. Im Gegensatz dazu sind die Unterschiede zwischen Stiel-, Trauben- und Flaumeichen deutlich geringer. Mit Ausnahme einiger sehr seltener Banden unterscheiden sich diese Baumarten nur durch verschiedene Häufigkeiten von Isoenzymen, die entweder bei allen drei Arten oder zumindest bei zwei Arten auftreten. Als relativ guter Marker der Traubeneiche stellte sich die Bande PER-A 2 heraus. Ein Stieleichen-Merkmal vergleichbarer Güte konnte nicht nachgewiesen werden.

2. Aufgrund größerer interspezifischer Häufigkeitsunterschiede eignen sich einzelne Isoenzymbanden besser zur Trennung der Arten als die sehr vielfältigen und komplexen Bandenmuster.

3. Cluster- und diskriminanzanalytisch lassen sich Stiel- und Traubeneiche mit Hilfe unterschiedlicher Bandenhäufigkeiten eindeutig trennen.

4. Die mutmaßliche Bastardnatur der beiden morphologisch intermediären Eichen konnte weder bewiesen noch widerlegt werden, da es nicht möglich war, sowohl für Stiel- wie für Traubeneiche wenigstens ein artspezifisches oder zumindest weitgehend artspezifisches Merkmal (Bande, Muster) zu ermitteln.

5. Diskussion

5.1 Die Kreuzbarkeit zwischen Stiel- und Traubeneiche

Wichtigstes Ergebnis der Kreuzungsversuche ist, daß Stiel- und Traubeneiche in begrenztem Umfang kreuzbar sind. Allerdings ist diese Kreuzbarkeit fast ausschließlich auf die Kombination mit Stieleichen als Mutterbäumen beschränkt. Die Kreuzungsneigung der Bäume ist individuell sehr verschieden und kann von Jahr zu Jahr beträchtlich schwanken. Die ermittelte Kreuzbarkeit Stieleiche x Traubeneiche erreichte im Durchschnitt ein Drittel des Kreuzungserfolges intraspezifischer Stieleichen-Kreuzungen. Die reziproke Kreuzung Traubeneiche x Stieleiche stellte sich als nahezu steril heraus.

Artbastarde nach kontrollierten Kreuzungen sind in der Gattung *Quercus* keine Seltenheit (vgl. Übersichten bei IRGENS-MOLLER, 1955; WRIGHT, 1962). Im Rahmen eines Eichenzüchtungsprogrammes entstanden an der University of Utah 24 verschiedene Hybridkombinationen, unter ihnen fünf mit *Q. robur* als einem der Partner (COTTAM et al., 1982). Viele dieser Hybriden sind bereits als F₂ in Kultur. PJATNITZKY (1939, 1946) berichtet aus der Ukraine von umfangreichen gelenkten Kreuzungen zwischen verschiedenen Eichenarten, unter ihnen auch Stieleiche.

Die künstliche Bastardierung zwischen Stiel- und Traubeneiche wird ohne nähere Angaben zur Methodik erstmals von KLOTZSCH (1854; zit. nach DENGLER, 1941) erwähnt. GESCHWIND beschreibt 1876 die erfolgreiche Kreuzung einer Traubeneiche mit Stieleichen-Pollen.

Hinsichtlich Zielsetzung und Methodik sind die Kreuzungsexperimente von DENGLER (1941) und RUSHTON (1977) mit der vorliegenden Arbeit vergleichbar. Die von beiden Autoren

erzielten Ergebnisse decken sich insofern mit den eigenen, als auch bei ihnen die Kreuzungen *Q. robur* x *petraea* erfolgreicher verliefen als die reziproke Kombination. Übereinstimmend erhielten sie bei Bestäubungen Traubeneiche x Stieleiche einen Erfolg von weniger als einem Prozent, womit die weitgehende Sterilität dieser Kreuzungen bestätigt wird. Derartige Reziprokenunterschiede werden auch von Kreuzungen zwischen anderen Eichenarten (PJATNITZKY, 1946) sowie von Artbastardierungen bei *Betula* (EIFLER, 1960) und bei *Alnus* (ROHMEDER und SCHÖNBACH, 1959) berichtet.

Bezüglich der Größenordnung der Kreuzbarkeit Stieleiche x Traubeneiche unterscheiden sich aber die Ergebnisse von DENGLE (1941) und von RUSHTON (1977) untereinander sowie im Vergleich zu den eigenen Resultaten erheblich (Tab. 25).

	<i>Q. robur</i> : x <i>petraea</i>	<i>Q. robur</i> x <i>robur</i>
RUSHTON (1977)	1%	51%
DENGLE (1941)	4%	36%
eigene Erg.	8%	23%

Tab. 25: Vergleich der Kreuzungserfolge inter- und intraspezifischer Stieleichen-Bestäubungen verschiedener Autoren.

RUSHTON erzielte einen interspezifischen Kreuzungserfolg von nur einem Prozent gegenüber 51% bei intraspezifischen Stieleichen-Kreuzungen, DENGLE einen von vier Prozent gegenüber 36%. In der hier vorliegenden Untersuchung waren die interspezifischen Bestäubungen in 8% der Fälle erfolgreich. Das bedeutet sowohl absolut wie im Vergleich zum Erfolg intraspezifischer Bestäubungen (23%) die höchste bisher ermittelte Kreuzbarkeit beider Arten.

Ähnlich unterschiedliche Resultate erbrachten auch Untersuchungen zur Kreuzbarkeit von *Betula pendula* und *B. pubescens*. JOHNSON (1945) und STERN (1963) halten die beiden Birkenarten für weitgehend nicht miteinander kreuzbar. Im Gegensatz dazu gelangen EIFLER (1960) Kreuzungen *B. pendula* x *B. pubescens* in größerem Umfang.

Es stellt sich hier die Frage nach den Gründen derart unterschiedlicher Ergebnisse. DENGLER wie RUSHTON stellen übereinstimmend fest, daß die Kreuzbarkeit zwischen Stiel- und Traubeneiche von Jahr zu Jahr schwankt. Aus ihren Angaben geht allerdings nicht klar hervor, ob sich diese Aussagen auf Kreuzungen zwischen denselben oder zwischen verschiedenen Bäumen in verschiedenen Jahren beziehen. So erwiesen sich beide Arten bei DENGLER (1941) in einem von insgesamt sieben Versuchsjahren mit einem interspezifischen Kreuzungserfolg von 15% gegenüber einem intraspezifischen von 26% als sehr gut miteinander bastardierbar.

In den eigenen Untersuchungen traten sowohl Unterschiede zwischen den Jahren als auch individuell verschiedene Bastardierungsneigungen deutlich zutage. So waren zwei der sieben Stieleichen-Mütter jeweils in einem der beiden Versuchsjahre gut mit Traubeneiche kreuzbar, während sich die übrigen Stieleichen, ebenso wie alle Traubeneichen, als praktisch nicht kreuzbar herausstellten. Offen muß bleiben, ob diese individuellen Unterschiede in der Kreuzungskompatibilität von väterlicher oder mütterlicher Seite oder von beiden Seiten gleichermaßen herrührt. Denn der väterliche Elter konnte wegen der Verwendung von Mischpollen nicht identifiziert werden. Merkwürdigerweise war einer der Stieleichen-Mutterbäume im ersten Jahr sogar besser mit Traubeneichen als mit Stieleichen kreuzbar, im Jahr darauf stellte er sich dann aber als völlig intersteril heraus. Möglicherweise lag dies daran, daß der Mischpollen, dessen Zusammensetzung sich zwischen zwei aufeinanderfolgenden Bestäubungsdurchgängen ändern konnte, im ersten Jahr zufällig

zur richtigen Zeit Pollen eines geeigneten Kreuzungspartners enthielt, im zweiten Jahr hingegen nicht. Die Frage, zu welchen Anteilen der Kreuzungserfolg von individuellen Unterschieden oder von jährlichen Schwankungen bestimmter Einflußfaktoren abhängt, kann derzeit nicht beantwortet werden. Mit großer Wahrscheinlichkeit liegen aber hier die Ursachen für die unterschiedlichen Kreuzungsergebnisse verschiedener Autoren. Eine allgemeingültige Aussage über das Ausmaß der Kreuzbarkeit zwischen Stiel- und Traubeneiche ist deshalb nicht zu treffen.

Diese ist ohnehin für die grundsätzliche Frage nach dem Auftreten von Hybriden zwischen beiden Arten wenig von Belang. Entscheidend ist, daß es trotz reproduktiver Barrieren zwischen beiden Arten in beträchtlichem Umfang zu Bastardierungen kommen kann, wenn kompatible Partner zusammentreffen, wobei die Kreuzungen weitgehend auf die Kombination Stieleiche $\times$ Traubeneiche beschränkt sind.

Dieses Ergebnis beruht auf Kreuzungsexperimenten. Es darf aber nicht ohne Weiteres auf natürliche Verhältnisse übertragen werden. Es ist denkbar, daß im Kreuzungsexperiment Isolationsmechanismen zwischen Stiel- und Traubeneiche außer Kraft gesetzt wurden, die von Natur aus Kreuzungen zwischen beiden Arten be- oder verhindern.

Isolationsmechanismen zwischen Pflanzensippen lassen sich in externe und interne Kreuzungsbarrieren gliedern (GRANT, 1976; STEBBINS, 1950). Externe Barrieren beeinträchtigen den Vorgang der Bestäubung zwischen zwei Arten. Im Unterschied dazu verhindern bzw. erschweren interne Barrieren nach erfolgter Bestäubung mit artfremdem Pollen die Befruchtung, die Bildung lebensfähiger Bastardembryonen oder die erfolgreiche Fortpflanzung entstandener Hybriden.

Ein externer Faktor, der den Genfluß zwischen Arten behindern kann, ist die geographische Isolation. Er spielt jedoch bei Stiel- und Traubeneiche im sympatrischen Teil des Areals keine Rolle. Eine weitere externe Kreuzungsbarriere bilden unterschiedliche Blühzeiten, wie sie für *Q. robur* und *Q. petraea* angegeben sind (BÜSGEN, 1911; HEGI, 1981). Wie auf den Samenplantagen in Berkel gut zu beobachten war, blühen Stieleichen zwar im Durchschnitt einige Tage vor den Traubeneichen, doch überschneiden sich die Blühzeiten beider Arten während einer relativ langen Zeitspanne, so daß Kreuzbestäubung möglich ist.

Bleibt als externer Faktor die ökologische Isolierung. Sie beruht darauf, daß sympatrisch verbreitete, kompatible Arten sich in ihrer Ökologie unterscheiden und deshalb verschiedene Standorte besiedeln. Dies kann, wie für einige Eichenarten in Nordamerika belegt (MULLER, 1952; STEBBINS et al., 1947), den Genaustausch zwischen diesen Arten wirkungsvoll einschränken. Zum einen ist die Kreuzbestäubung durch die räumliche Trennung erschwert. Zum anderen sind zufällig entstandene Hybriden den typischen Standorten der Elternarten meist weniger gut angepaßt als artreine Individuen und deshalb im Wettbewerb unterlegen.

Derartige Mechanismen könnten auch den Genfluß zwischen Stiel- und Traubeneiche einschränken, da sie sich in ihren Standortsansprüchen unterscheiden. Dies kann die Bastardierung aber nicht vollständig ausschließen, da auf verschiedenen Standorten beide Arten miteinander vorkommen. Zudem hat der Mensch nachhaltig in ihre Verbreitung eingegriffen. Beide Arten sind in unserer Kulturlandschaft häufiger und stärker miteinander vermischt, als dies von Natur aus der Fall wäre (vgl. 1.21). Somit hat sich, anthropogen bedingt, die ökologische Isolierung zwischen Stiel- und Traubeneiche verringert.

Externe Barrieren können somit nur bedingt zur Verhinderung des Genaustausches zwischen Stiel- und Traubeneiche beitragen. Im Unterschied dazu dürften interne Faktoren von größerer Bedeutung sein. Welche internen Inkompatibilitätsbarrieren es genau sind, die die Kreuzbarkeit Stieleiche x Traubeneiche einschränken bzw. die reziproke Kreuzung fast völlig verhindern, muß zunächst offenbleiben. Die unterschiedlich rasche Pollenkeimung arteigener und artfremder Pollen auf der Narbe, als denkbare interne Barriere (GRANT, 1976), wurde in den Kreuzungsversuchen völlig ausgeschaltet, da bei Artkreuzungen ausschließlich artfremder Pollen zur Bestäubung gelangte. In situ dürfte neben artfremdem immer auch arteigener Pollen zur Bestäubung gelangen, wobei unterstellt wird, daß Pollen der eigenen Art bessere Bedingungen für das Vordringen zur Eizelle vorfindet.

Die aus den kontrollierten Artkreuzungen hervorgegangenen gesunden Hybrideicheln erwiesen sich als normal keimfähig und entwickelten sich zu vitalen Keimlingen. Die Anzucht gesunder Keimpflanzen aus Hybridfrüchten gelang weder DENGLER (1941) noch RUSHTON (1977). Ob Keimung und Keimlingsentwicklung der Hybriden im Vergleich zu artreinen Individuen Veränderungen aufweisen, läßt sich wegen der geringen Zahl der Keimlinge nicht abschließend beurteilen. Die beobachtete Wuchsüberlegenheit der Hybriden am Ende der ersten Vegetationsperiode darf deshalb auch nur als ein vorsichtiger Hinweis auf ein mögliches Luxurieren gewertet werden. Derartige Beobachtungen machten auch GESCHWIND (1876) und KLOTZSCH (1854; zit. nach DENGLER, 1941). Heterosis von Eichenbastarden anderer Artkombinationen erwähnen PJATNITZKY (1946) und NESS (1927).

Im Unterschied zu den eigenen Resultaten, wonach die von Stieleichen geernteten Hybrideicheln in Form, Größe, Farbe und Längsstreifung weitgehend reinen Stieleicheln glichen, berichtet RUSHTON (1977), daß die von ihm geernteten

Bastardfrüchte intermediär zwischen den Merkmalsausprägungen beider Eltern waren. Dies überrascht, da es sich zumindest bei der Farbe und den für Stieleichen typischen Streifen um Eigenschaften der Fruchtwand (Perikarp) handelt, die in ihrer Entstehung ausschließlich auf mütterliches Gewebe (Fruchtknotenwand) zurückgeht.

5.2 Die Trennung von Stiel- und Traubeneiche

Weder ein einzelnes morphologisches Merkmal, noch ein Isoenzym allein ist geeignet, Stiel- und Traubeneiche eindeutig zu unterscheiden. Nur die Kombination mehrerer morphologischer oder mehrerer isoenzymatischer Merkmale erlaubt die sichere Trennung beider Eichenarten.

Entscheidender Grund für die unzureichende Differenzierung einzelner morphologischer Merkmale zwischen Stiel- und Traubeneiche ist die hohe Variabilität beider Arten. Diese ist nach BEUSCHEL (1974) nur teilweise Ausdruck genetischer Variation, sondern unterliegt einem schwer quantifizierbaren Einfluß verschiedener Umweltfaktoren. Dennoch unterscheiden sich einzelne morphologische Merkmale deutlich in ihrer Eignung, Stiel- von Traubeneiche zu trennen.

Als bestes Unterscheidungsmerkmal stellte sich das Vorkommen von Buchtennerven heraus. Dies überrascht insofern, als dieses Merkmal zwar von vielen Autoren zur Artdifferenzierung herangezogen wird (ASCHERSON und GRAEBNER, 1908-13; HEGI, 1981; JONES, 1968; SCHWARZ, 1936), ihm jedoch im Vergleich zu anderen Merkmalen stets nur geringe Bedeutung zugemessen wird. Viele Autoren erwähnen dieses Merkmal überhaupt nicht (FITSCHEN, 1987; OBERDORFER, 1979; REHDER, 1949; SCHNEIDER, 1906).

Die Blattbehaarung ist nach den Buchtennerven am besten geeignet, Stiel- von Traubeneichen zu trennen. Der taxonomische Wert dieses Merkmals wird in der Literatur uneinheit-

lich beurteilt. Entgegen zahlreichen Angaben (BÜSGEN, 1911; ETTER, 1944; JONES, 1959, 1968; MOSS, 1910; WITTMACK, 1919) sind Büschelhaare auf der Blattunterseite keineswegs ein ausschließliches Traubeneichenmerkmal, sondern, wie bereits von anderen Autoren angegeben (HEGI, 1981; REHDER, 1949; SCHWARZ, 1936), durchaus auch bei Stieleichen zu finden. Behaarte Stieleichen als eigene Subspezies (ssp. *puberula*; WEIMARCK, 1947 a) auszuscheiden, erscheint allerdings wenig berechtigt. Zumindest im eigenen Untersuchungsmaterial waren solche Formen überall zu finden, ohne daß erkennbar gewesen war, daß sie eine von den übrigen Stieleichen abgesonderte Sippe im Sinne einer eigenen Abstammungsgemeinschaft sind.

Es konnte darüber hinaus auch kein Indiz für die von OLSSON (1975 c) und MOSS (1910) geäußerte Ansicht gefunden werden, Stieleichen mit Büschelhaaren auf der Blattunterseite seien Formen, die durch Bastardierung mit der Traubeneiche entstanden sind.

Im Vergleich zu Buchtennerven und Blattbehaarung stellten sich die übrigen untersuchten Merkmale als weniger gute Bestimmungskriterien heraus. Zu diesen zählen die in Florenwerken und der Bestimmungsliteratur (z.B. FITSCHEN, 1987; HEGI, 1981; OBERDORFER, 1979; TUTIN et al., 1964) häufig verwendeten Merkmale wie Länge des Blatt- und Fruchtstandstiels, Anzahl der Blattlappen, Blattform oder Form der Spreitenbasis. Die Unterscheidung zwischen Stiel- und Traubeneiche basiert in diesen Werken in der Regel auf intraspezifischen Merkmalsvariationen, die jeweils geringer sind, als in der vorliegenden Untersuchung festgestellt.

Legt man z.B. die Angaben der Flora Europaea (TUTIN et al., 1964) zur Länge des Blattstiels zugrunde (Stieleiche: ≤ 5 mm; Traubeneiche: 18-25 mm), so liegen nur rund 60% der untersuchten Stieleichen und sogar nur etwa 30% der untersuchten Traubeneichen in diesem Rahmen.

Daraus ist zu schließen, daß ein Teil der herrschenden Unsicherheit bei der Bestimmung von Stiel- und Traubeneichen darauf beruht, daß die artspezifische Variation ihrer Bestimmungsmerkmale erheblich unterschätzt wird. Die in der Literatur angegebenen Variationsbreiten der Bestimmungsmerkmale geben jeweils nur einen mehr oder weniger großen Ausschnitt aus der tatsächlichen intraspezifischen Variation wieder. Dies führt dazu, daß viele Stiel- oder Traubeneichen, die den Angaben der Literatur nicht entsprechen, als intermediär und somit als Hybriden gedeutet werden.

Dieses Fazit ist nur zulässig, wenn es zutrifft, daß die ermittelte Merkmalsvariabilität tatsächlich typisch für Stiel- und Traubeneiche ist. Dies erfordert die Verifizierung zweier Voraussetzungen. Zum einen muß gewährleistet sein, daß die untersuchten Stichproben nach Umfang und Zusammensetzung geeignet sind, die gesamte Variabilität beider Sippen zu erfassen. Diese Voraussetzung muß man in Anbetracht der großen geographischen Verbreitung beider Arten als nur unzureichend erfüllt ansehen. Eine größere, auch herkunftsmäßig besser differenzierte Stichprobe kann aber das erzielte Resultat nicht in Frage stellen, sondern nur bestätigen oder noch deutlicher machen, falls die tatsächliche Variation noch größer als angegeben ist.

Der zweite, ungleich gewichtigere Einwand gegen die Unterstellung, die jeweils ermittelte Variabilität sei typisch für Stiel- und Traubeneiche, besteht in der Frage, ob die untersuchten Stichproben wirklich ausschließlich reine Stiel- und Traubeneiche repräsentierten, oder ob sie Formen enthalten, die durch Bastardierung beider Sippen entstanden sind. Anders formuliert, stellt sich die Frage, inwieweit die festgestellte Variation von Stiel- und Traubeneiche als arttypisch gelten kann oder durch Genaustausch infolge Bastardierung beider Arten beeinflusst ist. BURGER (1921) und

JONES (1968) sehen darin, daß diese Frage schwer zu beantworten ist, das Dilemma aller Untersuchungen zur Trennung von Stiel- und Traubeneiche sowie zur Diagnose der Bastarde zwischen beiden Arten.

Diesem Problem wurde dadurch begegnet, daß die Einteilung der untersuchten Bäume in Stiel- und Traubeneiche sowie die Ausscheidung intermediärer Formen mit Hilfe einer Clusteranalyse erfolgte. Diese berücksichtigte simultan alle verfügbaren Blattmerkmale, wodurch jeglicher subjektiver Einfluß des Autors auf die Gruppenbildung ausgeschlossen wurde. Dies hatte zur Folge, daß viele der a priori vom Autor als intermediär bestimmten Bäume sich eindeutig als Stiel- bzw. Traubeneichen herausstellten.

Die clusteranalytisch so als Stiel- bzw. Traubeneichen identifizierten Bäume konnten im Zuge der Diskriminanzanalyse völlig überschneidungsfrei getrennt werden. Dies bedeutet, daß sich Stiel- und Traubeneiche morphologisch eindeutig voneinander unterscheiden lassen. Unter den so verglichenen Bäumen könnten durchaus auch Formen gewesen sein, die hybriden Ursprungs sind (z.B. Rückkreuzungsformen). Diese sind jedoch als solche nicht mehr erkennbar und müssen deshalb als Stiel- bzw. Traubeneichen betrachtet werden.

Für die cluster- wie für die diskriminanzanalytische Klassifizierung ist es unerheblich, wenn einzelne Merkmale eines Baumes stark abweichen. So wurden alle Bäume mit extremen, weit in den Variationsbereich der jeweils anderen Art hineinreichenden Merkmalsausprägungen eindeutig als Stiel- oder als Traubeneiche bestimmt, sofern sie in ausreichendem Maß den anderen Merkmalen nach typische Vertreter ihrer Art waren.

Dabei muß dahingestellt bleiben, ob diese extremen Merkmalsausprägungen wirklich arttypisch sind oder durch eine viele Generationen zurückliegende Bastardierung verursacht sind. Auch in der Literatur sind Formen beschrieben, die bezüglich einzelner Merkmale völlig artuntypisch sind. ANDREJEFF (1929) erwähnt u.a. eine *Q. robur pseudosessilis* mit sitzenden oder sehr kurz gestielten Fruchtständen und eine *Q. robur longipetiolata* mit ungewöhnlich lang gestielten Blättern. Er zählt beide dennoch zum Formenkomplex der Stieleiche.

Die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen werden durch die Resultate der Isoenzymanalysen weitgehend bestätigt. Die intraspezifische Isoenzymvariation ist bei Stiel- und Traubeneiche sehr groß. Sie ist im Unterschied zur morphologischen Variation aber stärker genetisch bedingt. Mit gewissen Einschränkungen bei Peroxidasen (MÜLLER-STARCK; mündl. Mitt., 1988) gilt die Isoenzymvariation als weitgehend unabhängig von Umwelteinflüssen (HATTEMER und BERGMANN, 1987).

Es gelang nicht, Isoenzymbanden nachzuweisen, die bei Stiel- bzw. Traubeneiche 100%ig artspezifisch sind. Dennoch konnten die Gruppen beider Baumarten mit Hilfe unterschiedlicher Bandenhäufigkeiten eindeutig getrennt werden. Die genetische Ähnlichkeit innerhalb Stiel- bzw. innerhalb Traubeneiche ist deutlich größer als die zwischen beiden Arten.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß durch die Analyse weiterer Enzymsysteme Isoenzyme größerer Artspezifität gefunden werden könnten. Von den fünf bearbeiteten Eichenarten wies allerdings einzig die Roteiche eine 100%ig artspezifische Bande auf. Da eine gelegentliche Bastardierung zwischen Stiel- und Traubeneiche anzunehmen ist, muß als unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß bei beiden Arten Isoenzyme absoluter Artspezifität vorkommen. Nach MANOS und FAIRBROTHERS (1987) fehlen solche Isoenzyme auch vielen nah verwandten Arten der Roteichengruppe.

Die durch Isoenzyme ermittelte Ähnlichkeit zwischen allen fünf untersuchten Eichenarten entspricht gut den verwandtschaftlichen Verhältnissen innerhalb der Gattung *Quercus*. Die Ähnlichkeit von Stiel-, Trauben- und Flaumeiche als Vertreter derselben Untergattung ist untereinander sehr viel größer als die Ähnlichkeit zu Zerr- und Roteiche, die jeweils anderen Untergattungen angehören.

Die große Ähnlichkeit zwischen Stiel-, Trauben- und Flaumeiche kann grundsätzlich zwei Ursachen haben. Zum einen könnten diese Arten als relativ junge Sippen gemeinsamer Abstammung einen noch weitgehend ähnlichen Bestand an Isoenzymen besitzen. Dieser differenziert sich zunehmend im Laufe der weiteren Evolution durch das Zusammenspiel von Mutation und Isolation. Zum anderen könnte die Ähnlichkeit die Folge aktuellen Genaustausches zwischen den drei Taxa sein.

Überraschenderweise sind sich Stiel- und Traubeneiche aber weniger ähnlich als Trauben- und Flaumeiche. Dies kann als Indiz dafür gewertet werden, daß die Ähnlichkeit zwischen allen drei Arten und somit auch die zwischen Stiel- und Traubeneiche eher die Folge der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft als gegenwärtig stattfindender Bastardierung ist. Denn die in Mitteleuropa heimischen Stiel- und Traubeneichen sind sicherlich reproduktiv weniger stark isoliert als die mitteleuropäischen Trauben- und die submediterranen Flaumeichen.

5.3 Die Bastarddiagnose

Nach GOTTLIEB (1972) ist das primäre Kriterium der Hybridnatur einer Pflanze, daß sie bezüglich mehrerer morphologischer Merkmale intermediär zwischen den Elternarten steht. Dies erfordert für die Bastarddiagnose, daß die Merkmalsvariationen der Elternarten hinreichend bekannt und deutlich voneinander verschieden sind.

Die mutmaßliche Hybridnatur morphologisch zwischen Stiel- und Traubeneiche stehender "Übergangsformen" ist anhand einzelner Merkmale nicht oder nur schwer verifizierbar. Denn jede für intermediär erachtete Ausprägung eines Merkmals kann immer auch zumindest einer der beiden Arten zugeordnet werden.

Stiel- und Traubeneiche lassen sich aber durch diskriminanzanalytische Kombination mehrerer morphologischer Merkmale völlig überschneidungsfrei trennen. Dies selbst dann, wenn man die artspezifische Variation durch Einschluß potentiell introgressiver Individuen weit faßt, was, wie oben dargelegt, unumgänglich ist. Die überschneidungsfreie Trennung beider Arten erlaubt, bestimmte Individuen weder als Stiel- noch als Traubeneiche und somit eindeutig als intermediär zu klassifizieren. Diese Bäume müssen deshalb als Arthybriden gelten.

In den Kreuzungsversuchen konnte bewiesen werden, daß Stiel- und Traubeneiche erfolgreich bastardierbar sind. Die Ergebnisse morphologischer Untersuchungen erbrachten, daß derartige Hybriden auch von Natur aus vorkommen und, wie zumindest am Beispiel zweier Bäume gezeigt, daß diese auch fruktifizieren. Fertilität von Bastarden verschiedener Eichenarten konnten auch ALLARD (1949), COTTAM et al. (1982) sowie NESS (1927) nachweisen.

Auf der Ebene des Individuums können Hybriden zwischen Stiel- und Traubeneiche nach den erzielten Resultaten der Isoenzymanalysen nicht identifiziert werden. Möglicherweise hätten hier elektrophoretische Untersuchungen der aus den Kreuzungsversuchen hervorgegangenen Arthybriden weitere Erkenntnisse bringen können. Diese Analysen waren geplant, konnten aber leider nicht durchgeführt werden, da die Pflanzen den ersten Winter nicht überlebten.

Möglicherweise wird die Bastarddiagnose mit Hilfe von Isoenzymen gelingen, wenn Untersuchungen weiterer Enzymsysteme eine größere Anzahl weitgehend artspezifischer und zugleich häufiger Banden bei Stiel- und Traubeneiche erbringen. Die deutliche Differenzierung zwischen den untersuchten Gruppen beider Baumarten in der Cluster- und der Diskriminanzanalyse läßt es sehr aussichtsreich erscheinen, daß auf Populationsebene Bastardierung und Introgression zwischen Stiel- und Traubeneiche gut nachgewiesen werden können. Diese Vermutung äußert auch OLSSON (1975 d) nach Analyse der Peroxidasen-Isoenzymvariation bei Stiel- und Traubeneiche in Schweden.

5.4 Die Bastardierungshäufigkeit

Da man davon ausgehen muß, daß Stiel- und Traubeneiche bastardieren, stellt sich die Frage, in welchem Umfang Eichenpopulationen von Hybridschwärmen durchsetzt sind oder der Introgression unterliegen. Die vorliegende Arbeit kann hier keine eindeutige Antwort geben, da sie sich darauf beschränken mußte, zunächst grundsätzlich zu klären, ob Bastardierung möglich ist und diagnostiziert werden kann. Doch lassen die erzielten Ergebnisse einige Aussagen zu.

Von insgesamt 279 morphologisch untersuchten Eichen konnten nur sieben als eindeutig intermediär und somit als Hybriden identifiziert werden. Dies ist äußerst wenig, zumal zu berücksichtigen ist, daß bei der Auswahl der Bäume gezielt und intensiv nach intermediären Formen gesucht wurde. Diese Gruppe war dadurch im Untersuchungsmaterial im Vergleich zum natürlichen Vorkommen stark überrepräsentiert. Es fiel bereits bei der Probenahme auf und bestätigte sich auch bei späteren Beobachtungen, daß es schwer fällt, intermediäre Formen zu finden, die weder als Stiel- noch als Traubeneiche bestimmt werden können. Deswegen die Annahme, daß zumindest im mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet der beiden Eichenarten Bastarde sehr selten sind.

Bei dieser Aussage müssen zwei Einschränkungen beachtet werden. Zum einen stützt sie sich darauf, daß Hybriden stets intermediär sind. Es gibt jedoch genügend Belege dafür, daß dies auch schon in der F_1 nicht unbedingt der Fall sein muß (COTTAM et al., 1982; SCHÜTT und HATTEMER, 1959; STERN, 1963; WRIGHT, 1962). Hybriden zwischen Stiel- und Traubeneiche, die nicht intermediär sind, können aber wegen der großen Ähnlichkeit zu einem Elter nicht mehr identifiziert werden. Gleiches gilt für Bastarde der F_2 und folgender Generationen sowie für Rückkreuzungsformen.

Mit hinreichender Verlässlichkeit sind somit nur genau intermediäre Hybriden zu erkennen. Es scheint, daß das Auftreten der F_1 in situ die seltene Ausnahme darstellt, während Rückkreuzungsformen häufiger sind. Hierbei ist eine Beobachtung erwähnenswert. Wie aus Abb. 29 hervorgeht, liegen alle durch die Clusteranalyse als intermediär ausgeschiedenen Bäume mit ihren Diskriminanzwerten entweder tatsächlich im intermediären Bereich oder innerhalb der Verteilung der Traubeneiche. Fast alle befinden sich aber dort am rechten Rand der Verteilung nahe dem intermediären Bereich.

Möglicherweise handelt es sich hierbei um Rückkreuzungsprodukte abgestufter Ähnlichkeit zur Traubeneiche.

Auffallend ist, daß sich keine intermediären Eichen innerhalb der Verteilung der Stieleiche befinden. Man kann dies dahingehend deuten, daß sich intermediäre F_1 -Hybriden bevorzugt mit der Traubeneiche rückkreuzen. In diesem Falle würde - wie bei den Artkreuzungen - vornehmlich die Traubeneiche als Pollenspender auftreten.

Unter diesen Voraussetzungen - selten auftretende F_1 -Bastarde, die sich bevorzugt mit einer der Elternarten rückkreuzen - läge der klassische Fall der Introgression (ANDERSON, 1949, 1953; vgl. 1.1) vor. Aus Nordamerika sind zahlreiche solcher Beispiele für Introgression verschiedener Eichenarten belegt (BENSON, 1962; BRAY, 1960; LEDIG, et al. 1969; MULLER, 1952; STEBBINS, 1950).

Die vorliegenden Resultate ergeben aber keine Hinweise auf eine generelle und weit verbreitete Introgression zwischen beiden Arten. Stiel- und Traubeneiche sind morphologisch wie isoenzymatisch klar getrennt und Bastarde nur selten nachweisbar. Die Beobachtungen KRAHL-URBAN's (1951, 1959), wonach mit der Traubeneiche sympatrisch verbreitete Stieleichen eine im Vergleich zu allopatrisch verbreiteten Stieleichen größere Merkmalsvariation aufweisen, die massiver Introgression zuzuschreiben ist, können nicht bestätigt werden.

Untersuchungen aus Frankreich stellen ebenfalls fest, daß Bastardierung und Introgression zwischen Stiel- und Traubeneiche relativ selten sind (DUPOUEY, 1983; GRANDJEAN und SIGAUD, 1987). Im Unterschied dazu wurde in Großbritannien und in Skandinavien in einer Reihe von Arbeiten eine relativ häufige und weit verbreitete Introgression beider Arten festgestellt, wobei die Angaben

bezüglich der Bastardierungshäufigkeit stark schwanken (CARLISLE und BROWN, 1965; COUSENS, 1962, 1963, 1965; OLSSON, 1975 a; RUSHTON, 1978, 1983; WIGSTON, 1975). So beziffert RUSHTON (1978) den Hybridanteil in den von ihm untersuchten Populationen mit maximal 13%, während COUSENS (1963) in anderen Populationen einen Prozentsatz von bis zu 75 feststellte.

Die Angaben verschiedener Autoren zur Höhe des Bastardanteils in den jeweils analysierten Populationen sind untereinander kaum vergleichbar. Sie beruhen zum einen auf unterschiedlichen Methoden zur Ermittlung der Bastardhäufigkeit. Zum anderen unterscheiden sie sich bezüglich der unterstellten artspezifischen Merkmalsvariation von Stiel- und Traubeneiche, die der jeweiligen Definition intermediärer Merkmalsausprägung zugrunde liegt.

Gerade dieser letzte Punkt veranlaßte JONES (1968) zur Kritik der auf variationsstatistischen Analysen beruhenden Angaben der Bastardierungshäufigkeit zwischen Stiel- und Traubeneiche. Sie hängen, so JONES, entscheidend davon ab, welchen Anteil der vorgefundenen Variation man für arttypisch erklärt und welchen man der Bastardierung beider Arten zuschreibt. Diese Kritik wird durch die eigenen Ergebnisse untermauert. Das Ausmaß der Bastardierung zwischen Stiel- und Traubeneiche dürfte aufgrund unzureichender Berücksichtigung der hohen Merkmalsvariabilität beider Arten häufig überschätzt werden.

5.5 Synopsis

Den durchgeführten Untersuchungen wurden zwei Arbeits-hypothesen zugrunde gelegt (vgl. 1.3). Die erzielten Resultate sind nicht geeignet, eine der beiden zu verifizieren und die andere zu widerlegen. Im Folgenden soll dargelegt werden, daß das verwandtschaftliche Verhältnis von Stiel- und Traubeneiche mehr einer Synthese beider Hypothesen entspricht.

Der Formenkreis des *Q. robur-petraea*-Komplexes zeichnet sich durch eine abgestufte, diskontinuierliche Mannigfaltigkeit aus. Die Ähnlichkeit innerhalb Stiel- bzw. Traubeneiche ist sowohl phänotypisch (morphologisch) wie genetisch deutlich größer als zwischen beiden Sippen.

Stiel- und Traubeneiche sind aber begrenzt interfertil. Hybriden, die aufgrund morphologisch eindeutig intermediärer Stellung bezüglich mehrerer Merkmale nachgewiesen worden sind, treten auch unter natürlichen Bedingungen auf. Daraus folgt, daß beide Sippen nur unvollständig voneinander isoliert sind. Somit kommt es zum Genaustausch und zur Introgression. Hybridogene Zwischenformen, die beide Sippen miteinander verbinden, scheinen zumindest in Mitteleuropa selten und nicht in der Lage, die bestehende Diskontinuität zwischen Stiel- und Traubeneiche aufzuheben. Sie tragen aber, zusammen mit der unzureichenden Kenntnis der Artmerkmale, wesentlich zu den taxonomischen Problemen bei der Abgrenzung von Stiel- und Traubeneiche bei. Vergleichbare Beobachtungen machten STEBBINS et al. (1947) bei amerikanischen Eichenarten.

Eine solche Situation ist typisch für die Gattung *Quercus*. EHRENDORFER (1984) hält die Eichen für eine Pflanzengruppe, "bei der die morphologisch-ökophysiologische Differenzierung der Ausbildung von reproduktiven Isolationsbarrieren stark vorausseilt." Dadurch wird die "Diskrepanz zwischen dem Konzept der 'Taxonomischen' und der 'Biologischen Species'" offenkundig.

Konfrontiert man die Gattung *Quercus* mit dem Begriff der 'Biologischen Species', d.h. "als eine durch ihre sexuell-reproduktive Isolation objektiv definierbare taxonomische Kategorie" (EHRENDORFER, 1984), so wird die Unzulänglichkeit deutlich, mit diesem Konzept die Gattung *Quercus* zu gliedern. Die meisten Eichenarten einer Untergattung bastardieren dort, wo sie miteinander in Kontakt treten in mehr oder weniger großem Umfang spontan, obgleich sie morphologisch und ökophysiologisch gut differenziert sind (GRANT, 1976). Die umfassendste Fortpflanzungsgemeinschaft, Kriterium der Definition der 'Biologischen Species', ist deshalb bei Eichen eine Artengemeinschaft, die im Extrem einer Untergattung entspricht. GRANT (1976) bezeichnet eine solche "miteinander bastardierende Artengruppe" als Syngameon und ihre Mitglieder als Semispecies.

EHRENDORFER (1984) hält das Konzept der 'Biologischen Species' bei Pflanzen für nicht anwendbar. Er vermutet, daß es "bei mehr als der Hälfte der einigermaßen bekannten Taxonomischen Species von Höheren Pflanzen Probleme mit der Abgrenzung und Einstufung sowie Widersprüche mit dem Konzept der 'Biologischen Species' gibt". Deshalb fordert EHRENDORFER einen pragmatischen Artbegriff. Nach seiner Definition sollte die Species als "grundlegende taxonomische Kategorie ... auf solche kleinsten Sippeneinheiten bezogen werden, welche sich von allen anderen Sippeneinheiten in ausreichendem Maß durch exo- bzw. endogene Isolation abheben und durch erbliche, konstante und praktikable Merkmale trennen lassen." In diesem Sinne sind Stiel- und Traubeneiche Arten.

Beide verdeutlichen dabei eindrucksvoll "die dynamische Natur des Artbegriffs", wonach "die Art ein Stadium in einem Prozeß und keine statische Einheit [ist]" (DOBZHANSKY, 1939).

Offen muß bleiben, in welche Richtung dieser Prozeß läuft, d.h. ob Stiel- und Traubeneiche auf dem Wege stärkerer Isolation und Divergenz sind, oder ob der gegenläufige Prozeß stattfindet, daß infolge des Zusammenbruches der reproduktiven Isolation beide Sippen konvergieren. Möglich ist, daß beide Prozesse im Evolutionsgeschehen von Stiel- und Traubeneiche eine Rolle spielen. Bastardierung wäre damit, wie bei vielen anderen Pflanzenarten auch (ANDERSON und STEBBINS, 1954; STEBBINS, 1959), ein wesentlicher Faktor der Evolution.

6. Zusammenfassung

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden Untersuchungen zur Trennung von *Quercus robur* und *Q. petraea*, zu ihrer Kreuzbarkeit sowie zur Diagnose ihrer Bastarde durchgeführt.

Zu diesem Zweck erfolgten Kreuzungsexperimente, morphologische und isoenzymatische Untersuchungen. Die Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Kreuzungsversuche:

1985 und 1986 wurden an insgesamt 13 Mutterbäumen (7 Stiel-, 6 Traubeneichen) zusammen 3352 Artkreuzungen durchgeführt, wobei 1672 auf die Kombination Stiel- x Traubeneiche und 1680 auf die Kombination Trauben- x Stieleiche entfielen. Zum Vergleich wurden insgesamt 2878 Stiel- und Traubeneichenblüten intraspezifisch bestäubt.

Stiel- und Traubeneiche sind in begrenztem Umfang kreuzbar, wobei entscheidend für den Kreuzungserfolg ist, welche Art als Pollenspender verwendet wird. Während Stiel- x Traubeneiche mit einem Erfolg von fast 8% relativ gut kreuzbar waren, erwies sich die Kombination Trauben- x Stieleiche mit einem Kreuzungserfolg von nur 0,1% als weitgehend inkompatibel. Der Erfolg intraspezifischer Kreuzungen betrug 23% (Stieleiche) bzw 10% (Traubeneiche).

Die parallel zu Artkreuzungen durchgeführten Selbstungsversuche ergaben, daß Stiel- und Traubeneiche weitgehend selbststeril sind.

2. Morphologische Untersuchungen:

Von insgesamt 279 Stiel- und Traubeneichen sowie intermediären Formen wurden neun Blattmerkmale variationsstatistisch untersucht. Bei 161 dieser Bäume wurde zusätzlich auch die Länge des Fruchtstandes erhoben.

Keines der analysierten Merkmale ist, alleine betrachtet, geeignet, Stiel- und Traubeneiche sicher zu unterscheiden, da die Merkmalsvariationen beider Arten sich stets überschneiden.

Als bestes Bestimmungsmerkmal stellten sich Buchtennerven im mittleren Teil der Blattspreite heraus. Sie sind bei Stieleichen fast immer, bei Traubeneichen hingegen nur selten vorhanden.

Im Unterschied zu einzelnen Merkmalen lassen sich beide Arten mit Hilfe einer Kombination verschiedener Merkmale (Diskriminanzfunktion) sicher (Überschneidungsfrei) trennen.

Die Bastarddiagnose ist nur mit Hilfe einer Merkmalskombination möglich.

3. Isoenzym-Untersuchungen:

Bei 167 Stiel- und Traubeneichen sowie zu Vergleichszwecken bei 30 Flaum-, 22 Zerr- und 16 Roteichen wurde die Isoenzymvariation von vier Enzymsystemen (ACP, GOT, LAP, PER) analysiert.

Die Häufigkeit der verschiedenen Isoenzymbanden variiert zwischen den Baumarten beträchtlich. Stiel- und Traubeneiche lassen sich auf der Ebene des Individuums nicht sicher trennen, da weder ein einzelnes Isoenzym noch ein bestimmtes Bandenmuster ein 100%ig artspezifisches Merkmal darstellt. Demzufolge ist es auch nicht möglich, den Bastardstatus morphologisch intermediärer Bäume mit Hilfe von Isoenzymen zu verifizieren.

Nur die Kombination der unterschiedlichen Häufigkeiten mehrerer Isoenzymbanden (Cluster-, Diskriminanzanalyse) ließ eine eindeutige Trennung von Stiel- und Traubeneichen zu.

Die Diskussion kommt zu dem Schluß, daß Stiel- und Traubeneiche trotz gelegentlicher Bastardierung phänotypisch wie genetisch ausreichend verschieden sind, um als getrennte Arten betrachtet zu werden.

7. Literaturverzeichnis:

- ACHSTETTER, L. (1984): Die Verbreitung von Traubeneiche und Stieleiche. Eine Untersuchung im Forstbezirk Maulbronn. Referendararbeit, Forstdirektion Tübingen. 55 S.
- ALLARD, H.A. (1932): A progeny of the so-called oak species *Quercus Saulii* with notes on the other probable hybrids found in or near the District of Columbia. Bull. Torrey Bot. Club 59: 267-277.
- ALLARD, H.A. (1942): The hybrid oak, *Quercus rudkini*, at Arlington, Virginia. *Rhodora* 44: 262-266.
- ALLARD, H.A. (1949): An analysis of seedling progeny of an individual of *Quercus Saulii* compared with seedlings of a typical individual of *Quercus alba* and a typical *Quercus montana*. *Castanea* 14: 109-117.
- ANDERSON, E. (1949): Introgressive Hybridization. London, New York.
- ANDERSON, E. (1953): Introgressive Hybridization. *Biol. Rev.* 28: 280-307.
- ANDERSON, E. und STEBBINS, G.L. (1954): Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution* 8: 378-388.
- ANDRÉJEFF, W. (1929): Über die homologen Reihen der Formen der Stieleiche, Traubeneiche und Flaumeiche. *Mitt. Dt. Dendr. Ges.*: 186-206.
- ANONYMUS (1979): Gesetz über forstliches Saat- und Pflanzgut [FSaatG] vom 26. Juli 1979. Bundesgesetzblatt Nr. 47, Teil I: 1242-1261.
- ANONYMUS (1986): Untersuchungen von Eichenblättern zur Artbestimmung von zugelassenen Beständen. Tätigkeitsbericht der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt 1986: 51-53.
- ARULSEKAR, S.; McGRANAHAN, G.H. und PARFITT, D.E. (1986): Inheritance of phosphoglucumutase and esterase isozymes in Persian walnut. *The Journal of Heredity* 77: 220-221.
- ASCHERSON, P. und GRAEBNER, P. (1908-13): Synopsis der mitteleuropäischen Flora. 4.Bd. Leipzig. 885 S.
- BACKHAUS, K.; ERICHSON, B.; PLINKE, W.; SCHUCHARD-FICHER, C.H.R. und WEIBER, R. (1987): Multivariate Analysemethoden. 4.Aufl. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo. 404 S.
- BARTELS, H. (1971): Isoenzyme und ihre Bedeutung für Forstpflanzenzüchtung und -genetik. *AFZ* 26: 50-52.

- BARTLETT, H.H. (1951): Regresssion of *Quercus Deamii* towards *Quercus macrocarpa* and *Quercus Muhlenbergii*. *Rhodora* 53: 249-264.
- BECHSTEIN, J.M. (1813): Die Roseneiche, *Quercus rosacea*. *Sylvan*: 66-70.
- BECHSTEIN, J.M. (1816 a): Die Bastardeiche, *Quercus hybrida*. *Sylvan*: 63-4.
- BECHSTEIN, J.M. (1816 b): Die täuschende Eiche. *Quercus decipiens*. *Sylvan*: 65-6.
- BECKER, M. (1972): Quelques observations morphologiques chez le Chêne sessile et chez le Chêne pedunculé. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 119: 231-236.
- BELOUS, V.J. (1972): [Hybrid populations of *Quercus robur* and *Q. petraea* in the Ukraine]. *Lesovedeniye* 6: 37-46.
- BENSON, L. (1962): *Plant Taxonomy. Methods and principles*. New York.
- BENSON, L.; PHILLIPS, E.A. und WILDER, P.A. (1967): Evolutionary sorting of characters in a hybrid swarm. I.: Direction of slope. *Amer. J. Bot.* 54: 1017-1026.
- BERGMANN, F. (1971): Genetische Untersuchungen bei *Picea abies* mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. I. Möglichkeiten für genetische Zertifizierung von Forstsaatgut. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 142: 278-280.
- BERGMANN, F. (1973): Genetische Untersuchungen bei *Picea abies* mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. II. Genetische Kontrolle von Esterase- und Leucinaminopeptidase-Isoenzymen im haploiden Endosperm ruhender Samen. *Theor. and Applied Genetics* 43: 222-225.
- BERGMANN, F. (1974): The genetics of some isoenzyme systems in spruce endosperm (*Picea abies*). *Genetika* 6: 353-360.
- BERGMANN, F. und RUETZ, W. (1987): Identifizierung von Hybridlärchensaatgut aus Samenplantagen mit Hilfe eines Isoenzym-Markers. *Silvae Genetica* 36: 102-105.
- BEUSCHEL, G. (1974): Untersuchungen über die Vererbung und umweltbedingte Veränderung quantitativer und qualitativer Eigenschaften bei freiabgeblühten Traubeneichen. *Diss. Univ. München*. 231 S.
- BOLLINGER, G.; HERRMANN, A. und MÖNTMANN, V. (1983): *BMDP. Statistikprogramme für die Bio-, Human- und Sozialwissenschaften*. Stuttgart, New York. 431 S.

- BORATYNSKA, K. (1979): [Sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) in northeastern Poland. Arb. Kórnickie Rocznik XXIV: 69-86.
- BRAY, J.R. (1960): A Note on Hybridization between *Quercus macrocarpa* Michx. and *Quercus bicolor* Willd. in Wisconsin. Can. J. Bot. 38: 701-704.
- BRENNER, W. (1902): Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus*. Flora 90: 114-160.
- BÜSGEN, M. (1911): *Quercus* L., Eiche. In: v.KIRCHNER, O. et al. (Ed.): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd.II. Stuttgart: S. 69-129.
- BURGER, H. (1921): Über morphologische und biologische Eigenschaften der Stiel- und Traubeneiche und ihre Erziehungsweise im Forstgarten. Mitt. d. Schw. Anst. f. d. forstl. Vers.w. Bd.XI: 306-377.
- BURGESS, I.P. und BELL, J.C. (1983): Comparative morphology and allozyme frequencies of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden and *E. saligna* Sm. Aust. For. Res. 13: 133-49.
- BURK, J.C. (1962): An evaluation of three hybrid-containing oak populations on the North Carolina Outer Banks. Jour. Elisha Mitchell Sci. Soc. 78: 18-21.
- BURK, J.C. (1963): The hybrid nature of *Quercus laurifolia*. Jour. Elisha Mitchell Sci. Soc. 79: 159-163.
- BURK, J.C. (1965): Segregation in three generations of progeny of the hybrid oak *Quercus* x *rudkini* (*Q. marilandica* x *Q. phellos*). The Journal of the Mitchell Society: 50-53.
- CARLISLE, A. und BROWN, A.H.F. (1965): The assessment of the taxonomic status of mixed oak (*Quercus* spp.) populations. *Watsonia* 6: 120-127.
- CHELIAK, W.M.; YEH, F.C.H. und PITEL, J.A. (1987): Use of electrophoresis in tree improvement programs. The Forestry Chronicle (April): 89-96.
- COLOMBO, P.M.; LORENZONI, F.C. und GRIGOLETTO, F. (1983): Pollen grain morphology supports the taxonomical discrimination of mediterranean oaks (*Quercus*, Fagaceae). Plant Systematics and Evolution 141: 273-284.
- CONKLE, M.T.; HODGSKISS, P.D.; NUNNALLY, L.B. und HUNTER, S.C. (1982): Starch gel electrophoresis of conifer seeds: a laboratory manual. Gen. Tech. Rep. PSW-64. Berkeley, CA: Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Forest Service, U.S.D.A. 18 S.

- COTTAM, W.P.; TUCKER, J.M. und SANTAMOUR, F.S. (1982): Oak hybridization at the University of Utah. State Arboretum of Utah. Publication No.1. 82 S.
- COURTOIS, H.; ELLING, W. und BUSCH, A. (1964): Einfluß von Jahrringbreite und Alter auf den mikroskopischen Bau von Trauben- und Stieleichenholz. Forstwiss. Centralblatt 83: 181-191.
- COUSENS, J.E. (1962): Notes on the status of sessile and pedunculate oaks in Scotland and their identification. Scot. For. 16: 170-179.
- COUSENS, J.E. (1963): Variation of some diagnostic characters of the sessile and pedunculate oaks and their hybrids in Scotland. Watsonia 5: 273-286.
- COUSENS, J.E. (1965): The status of the pedunculate and sessile oaks in Britain. Watsonia 6: 161-176.
- CRAWFORD, D.J. (1983): Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. In: TANKSLEY, D. und ORTON, T.J. (Ed.): Isozymes in plant genetics and breeding. Part A. Amsterdam, Oxford, New York. 516 S.
- CRAWFORD, D.J. (1985): Electrophoretic data and plant speciation. Systematic Botany 10: 405-416.
- DENGLER, A. (1941): Bericht über Kreuzungsversuche zwischen Trauben- und Stieleiche (*Quercus sessiliflora* Smith und *Q. pedunculata* Ehrh. bezw. *Robur* L.) und zwischen europäischer und japanischer Lärche (*Larix europaea* D.C. bezw. *decidua* Miller und *L. leptolepis* Murray bzw. *Kämpferi* Sargent.) Mitt. der H.-Görling-Akad. der Dt. Forstwiss. 1, Bd.1: 87-109.
- DENGLER, A. (1980): Waldbau auf ökologischer Grundlage. Bd.1, 5.Aufl., neu bearbeitet von RÖHRIG, E. Hamburg, Berlin. 283 S.
- DENGLER, A. und SCAMONI, A. (1939): Über die Keimungsbedingungen von Waldbaumpollen. Z. f. Forst- u. Jagdwesen 71: 1-40.
- DOBZHANSKY, T. (1939): Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Jena. 252 S.
- DUPOUEY, J.L. (1983): [Multivariate analyses of some morphological characters of oak (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl.) populations in the Hurepoix (France)] Ann. Sci. for. 40: 265-282.
- DUFFIELD, J.W. (1940): Chromosome counts in *Quercus*. Amer. J. Bot. 27: 787-788.

- EHRENDORFER, F. (1984): Artbegriff und Artbildung in botanischer Sicht. Z. f. zool. Systematik und Evolutionsforschung 22: 234-263.
- EIFLER, I. (1960): Untersuchungen zur individuellen Bedingtheit des Kreuzungserfolges zwischen *Betula pendula* und *B. pubescens*. *Silvae Genetica* 9: 159-165.
- ELLENBERG, H. (1982): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 3.Aufl. Stuttgart.
- ETTER, H. (1944): Über die Unterscheidung nordschweizerischer Stiel- und Traubeneichen nach vegetativen Merkmalen. Schw. Z. f. Forstwesen XII: 237-246.
- FALKENHAGEN, E.R. (1985): Isozyme studies in provenance research of forest trees. Theor. and Applied Genetics 69: 335-347.
- FERET, P.P. (1972): Peroxidase isoenzyme variation in interspecific elm hybrids. Can. J. Forest Res. 2: 264-270.
- FERET, P.P. und BERGMANN, F. (1976): Gel electrophoresis of proteins and enzymes. In: MIKSCH, J.P. (Ed.): Modern methods in forest genetics. Berlin. S. 49-77.
- FITSCHEN, J. (1987): Gehölzflora. Ein Buch zum Bestimmen der in Mitteleuropa wildwachsenden und angepflanzten Bäume und Sträucher. 8.Aufl. Heidelberg, Wiesbaden.
- GARDINER, A.S. (1970): Pedunculate and sessile oak (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl.). A review of the hybrid controversy. Forestry 43: 151-160.
- GEUREK, T. und MUHS, H.-B. (1986): Über die Identifikation von forstlichem Vermehrungsgut. AFZ 41: 1309-1312.
- GESCHWIND, R. (1876): Ueber die Hybridation der Eichen. Zentralbl. F. D. Gesamte Forstw.: 462-465.
- GOTTLIEB, L.D. (1971): Gel electrophoresis: new approach to the study of evolution. Bioscience 21: 939-944.
- GOTTLIEB, L.D. (1972): Levels of confidence in the analysis of hybridization in plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 59: 435-446.
- GOTTLIEB, L.D. (1977): Electrophoretic evidence and plant systematics. Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 161-180.
- GRANDJEAN, G. und SIGAUD, P. (1987): Contribution à la taxonomie et à l'écologie des chênes du Berry. Ann. Sci. For. 44: 35-66.

- GRANT, V. (1976): Artbildung bei Pflanzen. Berlin, Hamburg. 303 S.
- GREGORIUS, H.-R.; HATTEMER, H.H. und BERGMANN, F. (1984): Über Erreichtes und kaum Erreichbares bei der "Identifikation" forstlichen Vermehrungsguts. Allg. Forst.- u. J.-Ztg. 155: 201-214.
- GRILL, D; ESTERBAUER, H.; DOBERNIG, J. und KLANSEK, E.(1982): Peroxidase-Isoenzymmuster in vier Pinus-Species. Phyton 22: 233-241.
- HATTEMER, H.H. und BERGMANN, F. (1987): Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft. Frankfurt. 268 S.
- HEGI, G. (1981): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd.III, Teil 1. 3.Aufl. Berlin, Hamburg.
- HOEG, E. (1929): On the intermediate forms between *Quercus robur* L. and *Q. sessiliflora* Martyn. Botanisk Tidsskrift 40: 411-427.
- HUBER, B.; HOLDHEIDE, W. und RAACK, K. (1941): Zur Frage der Unterscheidbarkeit des Holzes von Stiel- und Traubeneiche. Holz als Roh- und Werkstoff 4: 373-380.
- IRGENS-MOLLER, H. (1955): Forest-tree genetics research: *Quercus* L. Econ. Bot. IX: 53-71.
- JACOBS, B.F.; WERTH, C.R. und GUTTMAN, S.I. (1984): Genetic relationship in *Abies* (fir) of eastern United States: an electrophoretic study. Can. J. Bot. 62: 609-616.
- JARETZKY, R. (1930): Zur Zytologie der Fagales. Planta 10: 120-137.
- JOHNSSON, H. (1945): Interspecific hybridization within the genus *Betula*. Hereditas 31: 163-176.
- JOHNSSON, H. (1952): Ungdomsutvecklingen hos stälkek, druvek och rödek. Svenska Skogsvårdsför. Tidskr. 50: 168-193.
- JONES, E.W. (1959): Biological Flora of the British Isles. *Quercus* L. Journal of Ecol. 47: 169-222.
- JONES, E.W. (1968): The taxonomy of the British species of *Quercus*. Proc. bot. Soc. Br. Isl. 7: 183-184.
- KIM, Z-S. (1979): Inheritance of leucine-aminopeptidase and acid phosphatase isozymes in beech (*Fagus sylvatica* L.). Silvae Genetica 28: 68-71.

- KRAHL-URBAN, J. (1951): Trauben- und Stieleiche in Schweden. Forstwiss. Centralblatt 70: 319-336.
- KRÖSSMANN, G. (1978): Handbuch der Laubgehölze. Band III. Berlin, Hamburg. 496 S.
- KRAHL-URBAN, J. (1959): Die Eiche. Forstliche Monographie der Traubeneiche und der Stieleiche. Hamburg, Berlin. 288 S.
- LANDOLT, H. (1910): Von Stiel- und Traubeneiche und den Eichenbeständen am aarseitigen Fusse des Bucheggberges. Schw. Zeit. Forstw. 61: 257-264.
- LASCH, W. (1857): Die Eichenformen der märkischen Wälder, hauptsächlich der um Driesen. Bot. Zeitung 15: 409-420.
- LEDIG, F.; WILSON, R.W.; DUFFIELD, J.W. und MAXWELL, G. (1969): A discriminant analysis of introgression between *Quercus prinus* L. and *Quercus alba* L. Bull. Torrey bot. Club 96: 156-163.
- MANOS, P.S. und FAIRBROTHERS, D.E. (1987): Allozyme variation in population of six northeastern American red oaks (Fagaceae: *Quercus* subg. *Erythrobalanus*). Systematic Botany 12: 365-373.
- MARKERT, C.L. und MÖLLER, F. (1959): Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic, and species specific patterns. Proc. Nat'l. Acad. Sci. 45: 753-763.
- MAYER, H. (1984): Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. 3.Aufl. Stuttgart, New York. 514 S.
- MAZE, J.R. (1968): Past hybridization between *Quercus macrocarpa* and *Quercus gambelii*. Brittonia 20: 321-333.
- MEUSEL, H. (Ed.) (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena. Textband 583 S., Kartenband 258 S.
- MOSS, C.E. (1910): British oaks. Journal of Bot., London, 48: 1-8.
- MÜLLER, C.H. (1952): Ecological control of hybridization in *Quercus*: a factor in the mechanism of evolution. Evolution 6: 147-161.
- NESS, H. (1927): Possibilities of hybrid oaks. Jour. Heredity 18: 381-386.
- NEY, (-) (1910): Traubeneiche oder Stieleiche? Mitt. Dt. Dendr. Ges. 19: 24-32.
- NÖRDLINGER, (-) (1876): Deutsche Forstbotanik. 2.Bd. Stuttgart. 490 S.

- OBERDORFER, E. (1979): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 4. Aufl. Stuttgart. 997 S.
- OLKERS, J. (1913): Stiel- und Traubeneichel. Eine variationsstatistische Untersuchung. Z. f. Forst- und Jagdwesen: 18-45.
- OLSSON, U. (1975 a): A morphological analysis of phenotypes in populations of *Quercus* (Fagaceae) in Sweden. Bot. Notiser 128: 53-68.
- OLSSON, U. (1975 b): On the size and microstructure of pollen grains of *Quercus robur* and *Quercus petraea* (Fagaceae). Bot. Notiser 128: 256-264.
- OLSSON, U. (1975 c): The structure of stellate trichomes and their taxonomic implication in some *Quercus* species (Fagaceae). Bot. Notiser 128: 412-424.
- OLSSON, U. (1975 d): Peroxydase isozymes in *Quercus petraea* and *Quercus robur*. Bot. Notiser 128: 408-411.
- PALMER, E.J. (1948): Hybrid oaks of North America. J. Arnold Arbor. XXIX: 1-48.
- PJATNITZKY, S.S. (1939): [Hybridization in oaks]. Lesnoe Khozjaistvo 7: 38-43.
- PJATNITZKY, S.S. (1946): [Experimental production of interspecific hybrids in the genus *Quercus*]. Compt. Rend. (Doklady) Acad. Sci. URSS 52: 343-345.
- POULIK, M.D. (1957): Starch gel electrophoresis in an discontinuous system of buffers. Nature 180: 1477-1497.
- REHDER, A. (1949): Manual of cultivated trees and shrubs. 2. Aufl. New York. 996 S.
- ROHMEDEDER, E. und SCHÖNBACH, H. (1959): Genetik und Züchtung der Waldbäume. Hamburg, Berlin. 338 S.
- ROHMEDEDER, M. (1954): Ein zweckmäßiges Bestäubungsgerät. Z. Forstgen. 3: 54-55.
- RUBNER, K. (1960): Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. 5. Aufl. Radebeul, Berlin. 620 S.
- RUSHTON, B.S. (1972): Variation in oaks. Watsonia 2: 180-1.
- RUSHTON, B.S. (1977): Artificial hybridization between *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. Watsonia 11: 229-236.

- RUSHTON, B.S. (1978): *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl.: a multivariate approach to the hybrid problem. 1: Data acquisition analysis and interpretation. *Watsonia* 12: 81-101.
- RUSHTON, B.S. (1983): An analysis of variation of leaf characters in *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. population samples from Northern Ireland. *Irish Forestry* 40: 52-77.
- SANTAMOUR, F.S. (1983): Cambial peroxidase patterns in *Quercus* related to taxonomic classification and graft compatibility. *Bull. Torrey Bot. Club* 110: 280-286.
- SANTAMOUR, F.S. und FRANK, S. (Jr). (1982): Cambial peroxidase isoenzymes in relation to systematics of *Acer*. *Bull. Torrey Bot. Club* 109: 152-161.
- SAX, H.J. (1930): Chromosome numbers in *Quercus*. *Jour. Arnold Arbor.* 11: 220-223.
- SCANDALIOS, J.G. (1969): Genetic control of multiple molecular forms of enzymes in plants: a review. *Biochemical Genetics* 3: 37-79.
- SCHNEIDER, C.K. (1906): *Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde*. Bd.1. Jena. 810 S.
- SCHÖTT, P. und HATTEMER, H.H. (1959): Die Eignung von Merkmalen des Nadelquerschnitts für die Kiefern-Bastarddiagnose. *Silvae Genetica* 8: 93-99.
- SCHWARZ, O. (1936): *Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebietes*. I (Textband) [und II (Atlas der Blattformen)]. Dahlem bei Berlin. 200 S.
- SCHWERDTFEGGER, F. (1981): *Die Waldkrankheiten*. Ein Lehrbuch der Forstpathologie und des Forstschutzes. 4.Aufl. Hamburg, Berlin. 486 S.
- SMIT, A. (1973): A scanning electron microscopical study of the pollen morphology in the genus *Quercus*. *Acta Bot. Neerl.* 22: 655-665.
- STATISTISCHES BUNDESAMT WIESBADEN (1961): *Forsterhebung 1961, Heft 1. Kultur-, Betriebs- und Baumarten*. Stuttgart, Mainz. 332 S.
- STEBBINS, G.L. (1950): *Variation and evolution in plants*. New York. 643 S.
- STEBBINS, G.L. (1959): The role of hybridization in evolution. *Am. Phil. Soc. Proc.* 103: 231-51.

- STEBBINS, G.L.; MATZKE, E.B. und EPLING, C. (1947):
Hybridization in a population of *Quercus marilandica* and
Q. ilicifolia. *Evolution* 1: 79-88.
- STERN, K. (1963): Versuche über die Selbststerilität bei der
Sandbirke. *Silvae Genetica* 12: 80-2.
- TOBOLSKI, J.J. (1978): Isozyme variation in several species
of oaks. Proc. Second Central Hardwood. Forest Conf.,
Purdue University, West Lafayette, IN, Nov. 14-16: 456-
468.
- TUCKER, J.M. (1952): Evolution of the Californian oak *Quercus*
Alvordiana. *Evolution* 6: 162-180.
- TUCKER, J.M. (1961): Studies in the *Quercus undulata* complex.
I. A preliminary statement. *Am. J. Bot.* 48: 202-208.
- TUTIN, T.G.; HEYWOOD, V.H.; BURGESS, N.A.; VALENTINE, D.H.;
WALTERS, S.M. und WEBB, D.A. (Ed.) (1964): *Flora*
Europaea. Vol.1. Cambridge. 464 S.
- TULBRICH, E. (1924): Was ist *Quercus robur* L.? Zur Nomenklatur
der Stiel- und Traubeneiche. *Mitt. Dt. Dendr. Ges.* 34:
311-16.
- WAGNER, H. (1871): *Illustrierte deutsche Flora*. Stuttgart.
939 S.
- WEIMARCK, H. (1947 a): De Nordiska ekarna, 1. *Quercus Robur*
subsp. *pedunculata* och subsp. *puberula*. *Bot. Notiser*: 61
78.
- WEIMARCK, H. (1947 b): De Nordiska ekarna, 2. *Quercus petraea*
och *Q. petraea* x *Robur* jämte en systematisk och
växtgeografisk överblick. *Bot. Notiser*: 105-134.
- WIGSTON, D.L. (1974): Cytology and genetics of oaks. In:
MORRIS, M.G. und PERRING, F.H. (Ed.): *The British oak*.
Its history and natural history. Faringdon.
- WIGSTON, D.L. (1975): The distribution of *Quercus robur* L.,
Q. petraea (Matt.) Liebl. and their hybrids in south-
western England. 1. The assessment of the taxonomic
status of populations from leaf characters. *Watsonia* 10:
345-369.
- WITTMACK, (-) (1919): Unterschiede unserer beiden
Eichenarten. *Mitt. Dt. Dendr. Ges.* 28: 82-84.
- WRIGHT, J. (1962): Genetics of forest tree improvement. FAO
Forestry and Forest Products Studies No. 16. Rom. 399 S.

YEH, F.C. und ARNOTT, J.T. (1986): Electrophoretic and morphological differentiation of *Picea sitchensis*, *Picea glauca*, and their hybrids. Can.J. For. Res. 16: 791-98.

Anhang

STIELEICHE

	Eching	Putzb.1	Putzb.2	Bad.w.	Gifhorn	Ritz	Ostpark	Berk.1	Berk.2	Gesamt
	N=9	N=9	N=8	N=10	N=10	N=8	N=9	N=10	N=10	N=83
ACP	1 100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	2 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3 11	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4 89	89	87	100	90	75	67	80	80	84
	5 89	78	87	100	80	75	78	90	70	83
	6 11	22	12	0	20	25	22	30	10	17
	7 22	67	25	50	40	25	56	30	50	41
	8 0	0	0	0	10	0	0	10	10	4
	9 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	10 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	11 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GOT	1 11	0	12	0	20	12	33	20	0	12
	2 78	100	100	100	100	100	100	100	100	98
	3 0	22	37	10	0	0	11	0	0	8
	4 44	22	12	0	10	12	11	20	10	16
	5 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	6a 56	67	75	100	90	87	78	80	90	81
	6b 0	11	12	0	0	0	11	0	0	4
	7 0	11	0	50	0	12	11	0	0	10
	8 0	0	0	40	0	12	0	0	0	6
	9 0	0	12	0	0	0	11	0	0	2
	10 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LAP-A	1 44	22	37	30	50	37	44	70	60	45
	2 56	78	75	70	60	62	67	40	40	60
	3 44	33	37	60	50	50	44	60	70	51
-B	4 0	0	0	10	10	0	0	0	0	2
	5 11	44	12	20	30	12	22	20	20	22
	6 100	100	100	100	80	100	100	80	100	95
	7 0	0	0	0	0	12	0	20	0	4
PER-A	1 11	11	12	0	0	12	0	0	20	7
	2 0	0	0	0	0	12	0	10	10	4
	3 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4 0	0	0	10	0	0	0	10	0	2
	5 67	56	37	10	50	62	44	20	60	45
	6 0	0	0	0	0	12	0	10	0	2
	7a 44	78	62	70	60	37	100	60	80	66
	7b 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	8 22	11	0	0	0	0	0	10	5	5
	9a 100	78	100	90	70	87	78	80	80	84
	9b 0	0	0	0	0	12	0	0	0	1
	10 22	11	25	0	20	25	22	30	50	23
-B	11 0	0	0	0	0	0	22	20	10	6
	12 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	13 100	100	100	100	100	100	78	80	90	94
	14 100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	15 100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Anhang 1: Häufigkeiten der Isoenzymbanden getrennt nach den neun Stieleichengruppen (in %).

		T R A U B E N E I C H E									
		Hienh. N=10	Ebrach N=10	Rehrb. N=10	Joh.kr. N=9	Zell N=8	Ostpark N=10	Berk.1 N=13	Berk.2 N=12	Gesamt N=82	
ACP	1	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	40	10	20	44	12	40	61	50	37	37
	5	50	30	50	56	37	50	85	58	54	54
	6	40	60	50	44	62	60	15	42	45	45
	7	80	90	90	89	62	80	61	92	80	80
	8	20	30	0	0	37	0	0	8	11	11
	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GOT	1	0	20	20	11	0	20	15	25	15	15
	2	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	3	50	40	50	22	75	10	38	42	40	40
	4	0	40	30	11	12	30	54	42	29	29
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	6a	50	20	30	78	12	70	15	25	37	37
	6b	50	40	40	11	75	10	38	33	37	37
	7	20	10	20	33	12	20	8	0	15	15
	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	9	20	10	0	22	0	20	8	25	13	13
LAP-A	10	0	0	0	0	0	0	8	0	1	1
	1	30	40	20	33	12	0	15	42	24	24
	2	80	60	80	67	87	100	92	75	80	80
	3	30	60	30	56	12	10	15	33	30	30
	-B 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	50	40	70	33	37	60	31	58	48	48
	6	60	90	50	100	87	100	92	67	80	80
	7	40	20	40	0	12	0	15	42	22	22
	PER-A 1	0	0	0	0	0	0	0	17	2	2
	2	90	90	100	78	100	90	85	100	91	91
PER-A	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	50	30	20	11	25	10	15	0	20	20
	5	20	20	10	56	12	50	31	50	32	32
	6	30	20	20	11	75	10	15	25	24	24
	7a	40	40	10	33	0	40	23	25	27	27
	7b	0	20	50	22	12	20	0	25	18	18
	8	40	20	30	11	0	20	31	25	23	23
	9a	40	50	20	33	25	60	46	42	40	40
	9b	0	10	10	11	37	10	8	8	11	11
	10	10	0	0	11	0	10	0	8	5	5
-B	11	10	0	0	22	0	20	8	0	7	7
	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	13	90	100	100	78	100	80	92	100	93	93
	14	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	15	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Anhang 2: Häufigkeiten der Isoenzymbanden getrennt nach den acht Traubeneichen-Gruppen (in %).

		F L A U M E I C H E						Gesamt N=30
		Feld.1 N=5	Feld.2 N=5	Leit.1 N=5	Leit.2 N=5	Terl.1 N=5	Terl.2 N=5	
ACP	1	100	100	100	100	100	100	100
	2	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0
	4	80	80	80	100	100	100	90
	5	80	100	80	100	100	100	93
	6	20	0	20	0	0	0	7
	7	60	60	40	0	0	0	27
	8	0	20	0	0	0	0	3
	9	0	0	0	0	0	0	0
	10	0	0	0	0	0	0	0
	11	0	0	0	0	0	0	0
GOT	1	0	20	40	0	0	0	10
	2	100	100	100	100	100	100	100
	3	60	80	100	60	60	80	73
	4	20	0	0	20	40	20	17
	5	0	0	0	0	0	0	0
	6a	20	20	0	20	0	0	10
	6b	60	60	60	60	60	80	63
	7	0	0	0	0	0	0	0
	8	0	0	0	0	0	0	0
	9	20	20	0	20	0	0	10
	10	0	0	0	0	0	0	0
LAP-A	1	60	20	20	0	40	40	30
	2	80	80	100	100	60	60	80
	3	40	20	20	0	60	40	30
-B	4	0	0	0	0	0	0	0
	5	40	80	80	60	80	80	70
	6	60	60	60	60	80	100	70
	7	40	20	40	40	20	0	27
PER-A	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	60	20	20	40	60	40	40
	3	0	0	0	0	0	0	0
	4	20	0	20	60	40	60	33
	5	60	20	80	40	60	60	53
	6	20	40	0	20	0	40	20
	7a	40	40	100	40	20	0	40
	7b	0	20	0	20	0	20	10
	8	0	0	0	0	20	60	13
	9a	20	20	20	0	60	40	27
	9b	20	20	20	20	20	0	17
	10	0	0	0	0	0	0	0
-B	11	20	0	0	0	20	0	7
	12	0	0	0	0	0	0	0
	13	80	100	100	100	80	100	93
	14	100	100	100	100	100	100	100
	15	100	100	100	100	100	100	100

Anhang 3: Häufigkeiten der Isoenzymbanden getrennt nach den sechs Flaumeichen-Gruppen (in %).

Z E R R E I C H E
Hirschg.1 Hirschg.2 Ostpark.1 Ostpark 2 Gesamt
N=5 N=5 N=6 N=6 N=22

ACP	1	40	60	33	50	45
	2	20	20	17	17	18
	3	100	60	83	83	82
	4	0	0	0	0	0
	5	0	0	0	0	0
	6	80	60	83	100	82
	7	100	100	100	100	100
	8	0	0	17	0	4
	9	0	0	0	0	0
	10	0	0	0	0	0
	11	0	0	0	0	0
GOT	1	100	60	67	67	73
	2	100	100	100	100	100
	3	0	0	0	0	0
	4	0	0	0	0	0
	5	0	0	0	0	0
	6a	100	100	100	100	100
	6b	0	0	0	0	0
	7	0	0	0	0	0
	8	0	0	0	0	0
	9	0	0	0	0	0
	10	0	0	0	0	0
	11	0	0	0	0	0
LAP-A	1	20	20	0	17	14
	2	100	80	100	100	95
	3	0	0	0	17	4
-B	4	100	100	83	100	95
	5	0	0	17	0	4
	6	0	0	0	0	0
	7	0	0	0	0	0
PER-A	1	0	20	0	0	4
	2	40	20	17	83	41
	3	20	60	0	17	23
	4	20	0	17	17	14
	5	60	100	50	33	59
	6	20	0	17	0	9
	7a	60	80	67	100	77
	7b	0	0	0	0	0
	8	20	0	0	17	9
	9a	0	40	33	33	27
	9b	0	20	17	0	9
	10	0	0	0	0	0
-B	11	0	0	0	0	0
	12	0	0	0	0	0
	13	100	100	100	100	100
	14	100	100	100	100	100
	15	100	100	100	100	100

Anhang 4: Häufigkeiten der Isoenzymbanden getrennt nach den vier Zerreichen-Gruppen (in %).

R O T E I C H E

	Berkel 1 N=4	Berkel 2 N=4	Ebersb.1 N=4	Ebersb.2 N=4	Gesamt N=16
--	-----------------	-----------------	-----------------	-----------------	----------------

ACP	1	100	100	100	100	100
	2	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0
	4	0	0	0	0	0
	5	0	0	0	0	0
	6	0	0	0	0	0
	7	0	0	0	0	0
	8	75	75	75	75	75
	9	100	100	100	100	100
	10	75	100	100	100	94
	11	25	25	0	0	12
GOT	1	0	0	0	0	0
	2	100	100	75	100	94
	3	0	25	0	0	6
	4	0	0	0	0	0
	5	0	0	25	0	6
	6a	25	75	75	0	44
	6b	0	0	0	0	0
	7	0	0	0	0	0
	8	0	0	0	0	0
	9	0	0	25	0	6
	10	75	100	100	50	81
LAP-A	1	50	75	75	50	62
	2	50	25	50	50	44
	3	0	0	0	0	0
-B	4	100	100	100	100	100
	5	0	0	0	0	0
	6	0	0	0	0	0
	7	0	0	0	0	0
PER-A	1	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	25	6
	3	0	0	0	0	0
	4	0	0	0	25	6
	5	0	0	50	50	25
	6	25	50	50	25	37
	7a	50	25	0	50	31
	7b	0	0	0	0	0
	8	25	0	0	0	6
	9a	25	25	50	0	25
-B	9b	0	0	25	0	6
	10	0	0	0	0	0
	11	25	50	50	25	37
	12	100	100	75	100	94
	13	0	0	0	0	0
	14	50	75	75	100	75
	15	0	25	25	25	19

Anhang 5: Häufigkeiten der Isoenzymbanden getrennt nach den vier Roteichen-Gruppen (in %).

Danksagung

Ich möchte allen danken, die mir bei der vorliegenden Arbeit behilflich waren.

Mein ganz besonderer Dank gilt Prof. Dr. P. Schütt. Er regte dieses Thema an und stand mir bei der Durchführung aller Arbeiten stets mit Rat und Tat zur Seite.

Herrn J. Maier danke ich für die vielen kritischen Diskussionen sowie seine Unterstützung bei der EDV. Frau A. Hoffrichter, Herrn Dr. H. Schill und Herrn P. Mack danke ich für die Hilfe bei der Erstellung des Manuskriptes, den Herren Dr. H.-J. Schuck, M. Fleischer, G. Lesnino und R. Stölting für die kritische Durchsicht des Manuskriptes sowie Frau R. Vogtmann für die Erstellung der Zeichnungen.

Für die Bereitstellung von Versuchsflächen muß ich mich bei der Nieders. Forstl. Versuchsanstalt in Escherode bedanken, für wertvolle Hinweise zur Elektrophorese bei Herrn Dr. G. Müller-Starck und Herrn Dr. F. Bergmann (beide Inst. f. Forstgenetik, Univ. Göttingen).

Zuletzt möchte ich mich bei meiner Frau Michaela bedanken, die nicht nur bei den Freilandversuchen tatkräftig mithalf, sondern auch sonst alles unternahm, was dem Gelingen der Arbeit zuträglich war.

Lebenslauf:

Am 29.1.1957 wurde ich in Bamberg als sechstes von acht Kindern des Glasermeisterehepaars Stefan und Annemarie Aas geboren.

Nach der Grundschule besuchte ich von 1967 bis 1974 das Dientzenhofer-Gymnasium in Bamberg, wechselte 1974 an das Kaiser-Heinrich-Gymnasium in Bamberg und legte hier 1976 die Reifeprüfung ab.

Vom Januar 1977 bis April 1978 leistete ich Zivildienst am Städtischen Krankenhaus in Bamberg.

Im WS 1978/79 nahm ich an der Universität München das Studium der Forstwissenschaften auf, das ich nach zwischenzeitlichem Studienaufenthalt an der ETH Zürich im WS 83/84 mit dem Hauptdiplom abschloß.

Seit Juli 1984 bin ich am LS für Forstbotanik der Universität München tätig.

Ich bin verheiratet und habe zwei Kinder.

